



Université d'Angers
UFR Sciences
2, bd Lavoisier
49045 Angers Cedex 1



INH
(Institut National d'Horticulture)
2, rue Le Nôtre
49045 Angers

1429
DK 503504

Année 2000-2001

Mémoire de fin d'études

DESS TECHNOLOGIES DU VEGETAL

**CARACTERISATION BIO-ECOLOGIQUE DE
TRICHOGRAMMA CHILONIS ISHII
(Hymenoptera : Trichogrammatidae)**

**Implications pour la lutte biologique sur la canne à sucre contre
Chilo sacchariphagus Bojer (Lepidoptera : Pyralidae)**

Soutenu le 25 octobre 2001

Francis REAY-JONES



CIRAD-CA
Laboratoire d'entomologie / canne à sucre
BP 20
97408 St-Denis Messageries Cedex 9
Ile de la Réunion, France



Université d'Angers
UFR Sciences
2, bd Lavoisier
49045 Angers Cedex 1



INH
(Institut National d'Horticulture)
2, rue Le Nôtre
49045 Angers

Année 2000-2001

Mémoire de fin d'études

DESS TECHNOLOGIES DU VEGETAL

**CARACTERISATION BIO-ECOLOGIQUE DE
TRICHOGRAMMA CHILONIS ISHII
(Hymenoptera : Trichogrammatidae)**


**Implications pour la lutte biologique sur la canne à sucre contre
Chilo sacchariphagus Bojer (Lepidoptera : Pyralidae)**

Soutenu le 25 octobre 2001

Francis REAY-JONES



CIRAD-CA
Laboratoire d'entomologie / canne à sucre
BP 20
97408 St-Denis Messageries Cedex 9
Ile de la Réunion, France

UNIVERSITE D'ANGERS 2, Boulevard Lavoisier 49045 ANGERS I.N.H. (Institut National d'Horticulture) 2, rue Le Nôtre 49045 ANGERS	MEMOIRE DE FIN D'ETUDES D.E.S.S. Technologies du Végétal
AUTEUR : REAY-JONES Francis	
	DATE : 25 octobre 2001 Organisme d'accueil : CIRAD-CA Entomologie / Canne à Sucre Adresse : BP 20 97408 ST-DENIS Messageries Cedex 9 Ile de la Réunion, France Maître de stage : Jacques Rochat Professeur de stage : Philippe Robert
TITRE : Caractérisation bio-écologique de <i>Trichogramma chilonis</i> Ishii (Hymenoptera : Trichogrammatidae) - Implications pour la lutte biologique sur la canne à sucre contre <i>Chilo sacchariphagus</i> Bojer (Lepidoptera : Pyralidae)	Nombre de pages : 50 Promotion : 2000 / 2001
RESUME : Le foreur ponctué, <i>Chilo sacchariphagus</i> Bojer (Lepidoptera : Pyralidae), est un ravageur majeur de la canne à sucre dans le sud-est asiatique et l'Océan Indien. A la Réunion, un programme de lutte biologique vise à contrôler ses populations à l'aide de lâchers inondatifs du parasitoïde oophage <i>Trichogramma chilonis</i> . L'objectif de ce travail a été d'effectuer une caractérisation bio-écologique de trois souches de trichogrammes provenant de zones différentes de l'île de la Réunion correspondant à des méso-climats contrastés de la zone de culture de la canne. Plusieurs paramètres démographiques ont été mesurés au laboratoire en faisant varier la température et l'espèce hôte : la vitesse de développement, la fécondité, la longévité et la sex-ratio, ainsi que la réponse fonctionnelle à la densité d'hôtes. Une souche plus adaptée aux conditions climatiques et à la mise en oeuvre de la lutte biologique a ainsi pu être mise en évidence.	
ABSTRACT : The spotted stalk stem borer, <i>Chilo sacchariphagus</i> Bojer (Lepidoptera : Pyralidae), is a major pest of sugar cane in Southern Asia and on islands of the Indian Ocean. In Réunion Island, a biological control programme aims to limit the borer populations by using the parasitoid <i>Trichogramma chilonis</i> for inundative releases. Bionomics of three strains of <i>Trichogrammas</i> collected in different geographical zones of the island have been examined in the laboratory. The effect of temperature and host species were measured on demographical parameters such as developmental rate, fecundity, life span, sex-ratio and also on the functional response of the parasitoid to its host density. One strain particularly adapted to the climatic conditions and the biological control process was singled out.	
MOTS CLES : trichogramme, <i>Trichogramma chilonis</i> , foreur, <i>Chilo sacchariphagus</i> , canne à sucre, parasitoïde, lutte biologique, température, Réunion.	Diffusion et référence <input checked="" type="checkbox"/> non limitées <input type="checkbox"/> sous réserve d'accord <input type="checkbox"/> non autorisées
Je soussigné (e) <u>J. Rochat</u> , propriétaire des droits de reproduction du mémoire ci-dessus p/ CIRAD autorise n'autorise pas par la présente, toutes les sources bibliographiques à signaler et publier ledit mémoire.	
DATE : 8 oct 2001	SIGNATURE (maître de stage) ROCHAT 

Avant propos et remerciements

Ce travail s'insère dans un large programme de lutte intégrée contre le foreur ponctué de la canne à sucre, initié et conduit par Régis Goebel, responsable du laboratoire d'entomologie / canne à sucre du CIRAD-Réunion de 1994 à 2000, actuellement détaché à la SASEX en Afrique du Sud et remplacé par Jacques Rochat à la Réunion. Ce programme développe de 1999 à 2002 sous la co-responsabilité de Régis Goebel et d'Elisabeth Tabone (INRA) un projet de lutte biologique contre le foreur ponctué à la Réunion à l'aide de Trichogrammes, en collaboration avec les instituts techniques locaux (F.D.G.D.E.C.) et l'INRA d'Antibes qui possède un savoir-faire important et historique en matière de lutte biologique. Le travail réalisé pendant ce stage représente une étape de recherche importante de ce projet avant transfert aux instituts techniques et développement.

L'importance économique des foreurs, notamment sur la canne à sucre, les similitudes entre les divers foreurs de par le monde, et l'intérêt scientifique de tels modèles biologiques, dépassent largement le cadre Réunionnais et intéressent de nombreux pays de l'Océan Indien et producteurs de canne dans le monde.

Je tiens à remercier vivement Jacques Rochat, d'une part pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire d'entomologie / canne à sucre du CIRAD-CA de la Réunion, d'autre part pour l'encadrement qu'il n'a cessé de me prodiguer pendant ce stage.

Je tiens également à remercier toute l'équipe de ce laboratoire : Jean-Marie Bègue, Emmanuel Fernandez, Abdoul Ruttee, Richard Tibère, Jean-Claude Gauvin et Marie-Charlyne Gauvin pour toute l'aide dont j'ai pu profiter, que ce soit pour la fourniture régulière en œufs de foreur ponctué et de la teigne des ruches, nécessaires aux expériences, ou pour leurs conseils.

Mes remerciements vont aussi à Régis Goebel pour ses suggestions concernant ce travail.

Je suis très reconnaissant à Elisabeth Tabone pour m'avoir initié à la manipulation des trichogrammes et pour ses remarques concernant ce travail.

Je remercie Bernard Vercambre pour m'avoir donné des informations toutes fraîches sur la situation de l'infestation du ver blanc à la Réunion.

J'aimerais remercier enfin tous les stagiaires et thésards que j'ai pu rencontrer, qui ont aidé à rendre mon séjour à la Réunion plus agréable. Une pensée particulière pour tous mes colocataires de la "case".

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE	1
<i>Première partie – Etude bibliographique :</i>	3
Chapitre I – LA LUTTE BIOLOGIQUE	3
1. Définitions	3
2. Principes	3
3. Historique	3
4. Les trois types de lutte biologique	5
5. Les auxiliaires	5
6. Stratégies pour sélectionner l'espèce et le souche d'auxiliaire	6
7. Les Trichogrammes en lutte biologique	7
Chapitre II - PRESENTATION DU LABORATOIRE D'ACCUEIL	8
1. Présentation générale	8
2. Le CIRAD-CA	8
3. La canne à sucre au CIRAD-CA	9
4. Le CIRAD à la Réunion	9
Chapitre III - LA REUNION : UNE ILE VOLCANIQUE ET TROPICALE	12
1. Situation géographique	12
2. Climat	12
3. Sols	12
4. Végétation	13
5. Agriculture	13
Chapitre IV - LA CANNE A SUCRE	14
1. Origine et distribution géographique	14
2. Les principaux <i>Saccharum</i>	14
3. Description morphologique des principaux organes	14
4. Cycle de la canne	15
5. La filière canne à sucre	16
6. Les principaux ravageurs de la canne à sucre à la Réunion	16
Chapitre V - LE FOREUR PONCTUE <i>CHILO SACCHARIPHAGUS</i>	18
1. Systématique	18
2. Répartition géographique	18
3. Description	18
4. Cycle de développement	18
5. Plantes hôtes	19

6. Dégâts et pertes	20
7. Régulation naturelle des populations de foreur	21
8. Contrôle des populations de foreur	22
Chapitre VI - LES TRICHOGRAMMES	24
1. Définition d'un parasitoïde	24
2. Identité	24
3. Description	25
4. Développement	25
5. Modes de reproduction	26
6. Comportement des parasitoïdes - oviposition	26
7. Les facteurs physiques importants	28
8. Elevage des trichogrammes en laboratoire	29
 <i>Deuxième partie – Etudes expérimentales :</i>	 31
1. Introduction et objectifs	31
2. Caractéristiques étudiées	32
2.1. Durée de développement	32
2.2. Longévité	32
2.3. Fécondité	32
2.4. Sex-ratio	32
3. Matériel biologique utilisé	32
3.1. les trichogrammes	32
3.2. les œufs hôtes	33
4. Durée de développement	34
4.1. Introduction	34
4.2. Matériel et méthodes	34
4.3. Résultats	35
4.4. Discussion	37
4.5. Conclusion	38
5. Réponse fonctionnelle	39
5.1. Introduction	39
5.2. Matériel et méthodes	40
5.3. Résultats	41
5.4. Discussion	42
5.5. Conclusion	43
6. Caractéristiques biologiques des adultes	44
6.1. Introduction	44
6.2. Matériel et méthodes	44
6.3. Résultats	45
6.4. Discussion	48
6.5. Conclusion	50
7. Discussion et conclusion générales	50

Introduction générale

Une des préoccupations majeures de l'homme a toujours été de produire de la nourriture en quantité suffisante. La population humaine atteindra, en l'an 2050, 8 à 9,3 milliards d'habitants (ONU, 2000). La production de denrées alimentaires devra également augmenter afin de répondre aux besoins de cette population.

Après la deuxième guerre mondiale, la révolution verte a mis fin à une période de disette. L'agriculture intensive représente aujourd'hui près de 40% des cultures mondiales, et cette proportion tend à augmenter aux dépens des terres cultivées de façon traditionnelle.

Au cours de cette intensification de l'agriculture, les monocultures se sont installées sur de grandes surfaces et ont favorisé le développement des ravageurs. Cela peut s'expliquer par la diminution des populations d'ennemis naturels de ces ravageurs. En 1999, on estime que les pertes avant et après récoltes causées par l'ensemble des ravageurs avoisine 30% (Silvy, 1999).

Afin de réduire les dégâts causés par les ravageurs, beaucoup d'efforts furent investis dans la recherche de pesticides, surtout après la découverte des propriétés insecticides du DDT. Les vertus de nombreux insecticides organiques de synthèse se révèlent en fait être des handicaps pour l'environnement. Leur persistance réduit les coûts d'application, mais augmente les possibilités de sélection d'individus résistants. De plus, la toxicité de ces molécules atteint beaucoup d'espèces non ciblées. Cette période d'intensification a montré ces limites. Il est nécessaire aujourd'hui de pratiquer une agriculture respectueuse de l'environnement et de trouver d'autres méthodes pour maintenir les ravageurs au-dessous des seuils économiques tolérables. Il est nécessaire de définir des méthodes écologiques et compatibles avec les impératifs économiques. Les moyens de lutte biologique et de protection intégrée offrent la possibilité de réduire les aspects néfastes de l'agriculture.

La lutte biologique est basée sur l'exploitation par l'homme et à son profit d'une relation trophique naturelle entre un consommateur d'une ressource végétale et un autre organisme, parasite, prédateur, ou agent pathogène du premier, qui le tue à plus ou moins brève échéance en s'en nourrissant.

Les trichogrammes sont utilisés à travers le monde comme auxiliaires afin de lutter contre les lépidoptères ravageurs (Li, 1994). Ils sont utilisés sur des cultures fourragères (maïs, riz, blé, sorgho), les cultures des industries premières (canne et betterave à sucre, coton, soja), les cultures légumières et fruitières (pomme, agrumes, avocat, vigne) et forestières (pin, épicéa).

Le foreur ponctué *Chilo sacchariphagus* (Bojer) (Lepidoptera, Pyralidae) est un ravageur majeur de la canne à sucre dans le sud-est asiatique et l'Océan Indien. A la Réunion, il cause des pertes importantes pour la production cannière, notamment pour la variété à haut rendement R579 pour laquelle les pertes peuvent atteindre 40 t/ha (Goebel *et al.*, 1999b). Son contrôle par des moyens chimiques est peu efficace et coûteux, notamment à cause du temps d'exposition très réduit de l'adulte et du mode de vie endophyte des larves. La majorité des efforts au niveau mondial pour lutter contre ce ravageur est focalisée sur la lutte biologique, notamment par l'utilisation de trichogrammes. Sur la canne à sucre, des essais concluants de lâchers inondatifs de différentes espèces de Trichogrammes ont été effectués en Inde afin de contrôler les populations de *C. sacchariphagus* (Sithanathan *et al.*, 1982). De nombreuses études démontrent l'importance de l'utilisation des trichogrammes dans les programmes de lutte contre les foreurs de la canne à sucre (Brenière, 1965; Metcalfe & Brenière, 1969; Tseng, 1975; Alba & Estioko, 1980; Amaya Navarro, 1982; Basso & Morey, 1991; El-Heneidy *et al.*, 1995; Pham Binh Quyen *et al.*, 1995).

Le laboratoire d'entomologie du CIRAD-CA de la Réunion étudie depuis quatre ans la dynamique des populations de *C. sacchariphagus* à l'échelle régionale. Cette étude est indispensable pour comprendre l'ensemble des facteurs qui influent sur la dynamique des infestations par le ravageur, notamment la mortalité due aux ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) (Goebel *et al.*, 1999a; Goebel *et al.*, 2000).

Parallèlement, l'inventaire des parasitoïdes oophages du foreur ponctué est réalisé par piégeage dans dix sites choisis. Des trichogrammes ont été trouvés dans neuf des dix sites observés et un souchier de trichogrammes a été constitué (Rochat, 2001). Chaque souche correspond à une ponte parasitée récoltée à un moment précis, à un endroit particulier.

L'objectif de cette étude est de mesurer les caractéristiques biologiques de plusieurs souches de trichogrammes provenant de zones différentes de l'île de la Réunion correspondant à des méso-climats contrastés de la zone de culture de la canne. Plusieurs paramètres démographiques seront mesurés, comme la vitesse de développement, la fécondité, la longévité et la sex-ratio. Chacun de ces paramètres sera mesuré en faisant varier la température et le type d'hôtes proposé aux trichogrammes (les œufs du ravageur *C. sacchariphagus* ou de l'hôte de substitution *Galleria mellonella* L.). Les réponses fonctionnelles des trichogrammes à la densité d'hôtes seront aussi mesurées pour les trois souches.

Ces expériences permettront d'abord de mettre en évidence l'existence potentielle de biotypes ou races géographiques, adaptés aux différentes zones de culture. Ces connaissances permettront de choisir la souche ayant les meilleurs potentiels pour la lutte biologique. La souche choisie servira, à partir du mois d'octobre, à des essais de lâchers inondatifs dans des champs de canne à sucre afin de tester son efficacité sur la terrain contre le foreur ponctué.

Une première partie de l'étude sera consacrée à la présentation du contexte général. Après avoir défini la lutte biologique (Chapitre I), le laboratoire d'accueil (Chapitre II) et le milieu d'étude que constitue la Réunion (Chapitre III) seront présentés. Le chapitre IV sera consacré à la canne à sucre et la filière canne à sucre à la Réunion. Après avoir décrit sa plante hôte, le ravageur *C. sacchariphagus* fera l'objet du chapitre V. Les trichogrammes, parasitoïdes de ce ravageur, seront étudiés dans le chapitre VI.

Une deuxième partie détaillera les expériences effectuées sur les trichogrammes, en commençant par les mesures de vitesse de développement des trois souches de trichogrammes sur *G. mellonella*, et d'une des souches sur *C. sacchariphagus*. Ensuite, les réponses fonctionnelles seront mesurées pour les trois souches sur *G. mellonella*, et une des souches sur *C. sacchariphagus*. Enfin, des caractéristiques biologiques seront mesurées sur les trois souches, comme la fécondité, la longévité et la sex-ratio, pour les trois souches sur *G. mellonella*, et une des souches sur *C. sacchariphagus*. Ces expériences devront permettre de choisir la souche la plus adaptée aux différentes zones de culture à la Réunion.

Première partie – Etude bibliographique

Chapitre I

La lutte biologique

1. Définitions :

L'Organisation Internationale de Lutte Biologique (O.I.L.B) définit en 1971 la lutte biologique comme étant *"l'utilisation d'organismes vivants ou de leurs produits pour empêcher ou réduire les pertes ou dommages causés par des organismes nuisibles aux productions végétales"*. Elle fait appel à des organismes vivants, appelés auxiliaires, qui peuvent être des parasitoïdes (cf. définition dans chapitre VI), des prédateurs ou des agents pathogènes capables de détruire des organismes dits nuisibles.

La lutte biologique est un élément de la protection intégrée, définie selon l'O.I.L.B. comme étant *"l'ensemble des techniques et des méthodes qui, en valorisant la portée des éléments naturels de régulation, sont capables de maintenir les ravageurs au-dessous des niveaux de dégâts économiques tout en satisfaisant aux exigences d'ordre écologique, toxicologique et économique"*.

2. Principes :

La lutte biologique contre un ravageur doit maintenir la densité de celui-ci inférieure à un seuil déterminé, pendant une période donnée.

Ce sont des critères économiques qui définissent ce seuil en général, et qui peuvent tenir compte du stade phénologique de la plante si la nature des dégâts infligés à la culture dépend de ce stade phénologique. La période considérée est en général comprise entre la mise en culture et la récolte pour les plantes annuelles. Cette période peut s'arrêter à la récolte ou se poursuivre au delà pour les récoltes pérennes si les dégâts sont susceptibles d'avoir des répercussions sur les récoltes ultérieures. Il est nécessaire de prendre en compte non seulement la densité du ravageur, mais aussi les fluctuations potentielles de celle-ci, dans un "équilibre dynamique", pour définir la notion de risque. Celui-ci représente la probabilité de dépasser un seuil de densité économiquement tolérable. Les notions de densité du ravageur et de seuil économique sont donc essentielles dans la lutte biologique.

3. Historique :

3.1. Les premières utilisations :

La première utilisation connue d'insectes prédateurs comme agent de lutte biologique remonte à l'antiquité chinoise. La fourmi *Oecophylla smaragdina* Fabricius a été utilisée dans les plantations d'agrumes pour contrôler des chenilles et des coléoptères foreurs. Les colonies de fourmis n'ont pas été déplacées, mais on a facilité leur déplacement en plaçant des bambous entre les arbres, technique encore pratiquée aujourd'hui en Chine (DeBach, 1974).

C'est à Riley que l'on doit la première réussite spectaculaire de lutte biologique par acclimatation d'entomophage (Riley, in DeBach, 1974). En Californie, les vergers d'agrumes étaient ravagés par la Cochenille *Icerya purchasi* Maskell, introduite accidentellement d'Australie en 1868. Riley ramena d'Australie la Coccinelle *Rodolia cardinalis* Mulsant.

Multiplié en élevage, cet auxiliaire fut distribué aux agrumiculteurs; les populations de la cochenille furent contrôlées en moins de deux ans par le prédateur et les dégâts stoppés.

3.2. Importance dans la protection des cultures depuis un siècle :

A la fin du 19^{ème} siècle, en même temps que les premiers succès en lutte biologique, les propriétés pesticide des métaux lourds sont découvertes. C'est la première génération de pesticides chimiques. Malgré leur toxicité pour l'homme et leur relative phytotoxicité, leur utilisation se généralise et crée ainsi un marché important. Par la suite, ce marché est dominé par des composés organiques de synthèse, les pesticides de seconde génération. En effet, Paul Muller découvre en 1939 les propriétés insecticides du DDT. Economique, et extrêmement efficace, cette molécule a été utilisée pour éradiquer la malaria de nombreuses zones dans le monde. Cette efficacité étonnante a permis le développement des insecticides organochlorés et organophosphorés très performants, mais avec une toxicité importante pour les mammifères et les organismes non cibles.

Les vertus de nombreux insecticides organiques de synthèse se révèlent en fait être des handicaps pour l'environnement. Leur persistance réduit les coûts d'application, mais augmente les possibilités de sélection d'individus résistants. Ainsi, la toxicité de ces molécules atteint beaucoup d'espèces non ciblées. La destruction inattendue de certains ennemis naturels a provoqué l'apparition de ravageurs secondaires. La biomagnification et l'exposition à long terme à des résidus dans l'environnement amènent une réflexion sur la santé humaine. Les inquiétudes du grand public sont exprimées en 1962 dans le livre "Le printemps Silencieux" de Rachel Carson, qui prône pour une utilisation réduite de pesticides chimiques, en combinaison avec d'autres méthodes de lutte.

Cette période d'intensification a montré ces limites. Il est nécessaire aujourd'hui de pratiquer une agriculture respectueuse de l'environnement en trouvant des méthodes alternatives, écologiques et compatibles avec les impératifs économiques, pour maintenir les ravageurs au-dessous des seuils économiques tolérables. Les moyens de lutte biologique et de protection intégrée offrent la possibilité de réduire les aspects néfastes de l'agriculture.

En fait, la lutte biologique est rarement la seule stratégie de lutte utilisée contre un ravageur donné. Elle doit être un des éléments de la protection intégrée, qui utilise des solutions disponibles, satisfaisantes du point de vue économique, écologique et toxicologique, avec le respect des seuils de tolérance admis.

3.3. L'importance des facteurs climatiques dans un cas de réussite de lutte biologique :

DeBach (1974) fait une synthèse des réussites les plus spectaculaires en lutte biologique depuis un siècle.

La cochenille de l'olivier, *Parlatoria oleae* Colvée, s'est établie en Californie en 1934, et elle est devenue un ravageur majeur de beaucoup de cultures en plus de l'olivier. Un programme intensif de lutte biologique a été initié en 1949. Une souche d'*Aphytis maculicornis* Masi importée d'Egypte s'avéra inefficace. Des missions en Inde et au Pakistan ont permis la collecte de divers parasites, dont quatre nouvelles souches de *A. maculicornis*. Une d'entre elles se révéla efficace, après des essais au champ, elle fut élevée en masse et libérée à partir de 1952. Le parasitoïde s'installa partout parasitant jusqu'à 90 % des cochenilles. Cependant, cette réduction massive des populations de la cochenille ne fut pas satisfaisante au niveau économique sur olivier. Une mission au Pakistan effectuée par

DeBach, de l'Université de Californie, a permis la collecte d'autres espèces de parasites de *P. oleae*. Une espèce, *Coccophagoides utilis* Doult, s'est montrée efficace lors d'essais au champ. Des multiplications massives commencées en 1962 ont permis un contrôle total des populations de cochenilles. *C. utilis* agit comme un facteur de mortalité complémentaire à *A. maculicornis*. Même s'il n'ajoutait que quatre à huit pour-cent de mortalité additionnelle de l'hôte, cela a été suffisant pour réduire le niveau d'équilibre de la population de *P. oleae*. La cochenille a des limites thermiques beaucoup plus larges que chacun des parasitoïdes. L'explication de son contrôle se trouve dans la complémentarité des limites thermiques de ces deux parasitoïdes, qui couvrent la majorité de la limite thermique de *P. oleae* (Rochat & Gutierrez, 2001).

4. Les trois types de lutte biologique :

Le tableau 1 récapitule les principales caractéristiques des trois types de lutte biologique.

4.1. La lutte biologique par inondation :

De grandes quantités de prédateurs ou de parasitoïdes sont lâchés en présence du ravageur. L'objectif est de tuer une part suffisante de la population de ravageur afin que sa densité devienne rapidement inférieure au seuil de nuisibilité. L'auxiliaire est utilisé ici pour un effet immédiat, à la manière d'un insecticide.

Il faut alors maîtriser les techniques de multiplication de l'entomophage (en insectarium), de conditionnement, de stockage et d'épandage, tout en maintenant constante la qualité du produit (Bigler, 1994).

4.2. La lutte biologique par inoculation :

La lutte biologique par inoculation consiste à introduire quelques individus d'une population d'auxiliaire dans le milieu dès l'apparition du ravageur. L'objectif est le maintien de la population du ravageur à un niveau suffisamment bas pendant la durée de culture. Quelques générations successives agissent au cours de la durée de la culture. Le moment des lâchers et les quantités d'auxiliaires utilisées sont très importants dans la réussite du procédé (Rochat, 1997a).

4.3. L'acclimatation d'entomophages exotiques :

La lutte biologique par acclimatation consiste à introduire contre un ravageur exotique quelques individus exotiques d'une population d'auxiliaire dans le milieu. L'objectif est l'instauration d'un équilibre permanent entre les populations du ravageur et de l'auxiliaire.

5. Les auxiliaires :

Les insectes représentent un ensemble important d'organismes nuisibles aux cultures. Cette classe comporte plus de 750 000 d'espèces, soit trois fois plus que toutes les autres espèces réunies. Chaque ravageur est limité par une population d'entomophages, prédateurs ou parasitoïdes. Certaines espèces de ravageurs ont plus de 100 espèces d'ennemis recensées. Les prédateurs sont libres et indépendants de leur proies, qu'ils consomment en grand nombre. La proie est capturée et éliminée sans délai. A l'opposé, les parasitoïdes sont étroitement dépendants de leur hôte qu'ils tuent au cours de leur cycle développement. La

	Acclimatation	Lâchers inoculatifs	Lâchers inondatifs
Ravageur	Exotique (Indigène)	Indigène, Exotique	Indigène, Exotique
Auxiliaire	Exotique	Exotique, Indigène	Exotique, Indigène
Lieu	Milieu naturel, Cultures	Cultures (Milieu naturel)	Cultures
Quantité d'auxiliaire	+	++	++++
Durée d'action	Infinie	quelques semaines à quelques mois	quelques jours à quelques semaines
Effet	Différé	Immédiat, prolongé	Immédiat
Equilibre	Oui	Oui / Non	Non

Tableau 1 – Principales caractéristiques des trois types de lutte biologique.

			Acclimatation	Lâchers inoculatifs	Lâchers inondatifs
Performance au champ		Adaptabilité	●	●	●
		Localisation de l'habitat de l'hôte	●	•	•
		Localisation de l'hôte	●	●	●
		Acceptation de l'hôte	●	●	●
		Adéquation avec l'hôte	●	●	●
		Synchronisation avec l'hôte	●	●	•
Performance au laboratoire		Densité dépendance	●	●	•
		Taux d'accroissement intrinsèque	•	●	●
		Capacité d'élevage au laboratoire	•	●	●
		Isolement, stockage, manipulation	•	●	●

Tableau 2 – Importance relative de différents paramètres impliqués dans l'efficacité de l'auxiliaire, en fonction du type de lutte biologique auquel l'espèce de trichogramme est destinée (d'après Bigler, 1994). La taille des points est proportionnelle à l'importance du paramètre.

définition d'un parasitoïde sera développé dans le chapitre trichogramme. La lutte biologique se base sur les relations trophiques entre individus ou entre espèces, et notamment sur les relations d'antagonisme entre les organismes vivants.

Les caractéristiques recherchées chez un "bon" candidat à la lutte biologique varient en fonction du type de lutte biologique considéré (tableau 2). Par exemple, la capacité d'un auxiliaire à localiser son hôte est plus importante dans le cas de lâchers inoculatifs que celui de lâchers inondatifs.

Pour le cas des trichogrammes, la qualité d'un auxiliaire potentiel peut être évaluée selon deux types de critères (Bigler, 1994) :

- des critères liés à sa performance au champ : adaptabilité, localisation de l'habitat de l'hôte, localisation de l'hôte, acceptation de l'hôte par le parasitoïde, adéquation de l'hôte, synchronisation avec l'hôte, propriétés densités dépendantes, taux intrinsèque d'accroissement;
- des critères liés à sa performance au laboratoire : propriétés d'élevage, propriétés liées à la manipulation des insectes et à leur quarantaine, propriétés densités dépendantes, taux intrinsèque d'accroissement.

6. Stratégies pour choisir l'espèce et la souche d'auxiliaire :

6.1. Choix de l'espèce :

Le choix dépend du type de lutte biologique. L'utilisation de parasites oophages plutôt que des parasites larvaires présente l'avantage d'empêcher l'éclosion des œufs du ravageur. De plus, les parasites oophages peuvent être élevés en masse plus facilement (Hassan, 1994).

En outre, la distribution géographique des parasites oophages est très large, surtout ceux du genre *Trichogramma*. Combiné à leur importance comme ennemi naturel de ravageurs, leur utilisation en tant qu'auxiliaire dans les programmes de lutte biologique peut être envisagée sur de vastes zones géographiques.

6.2. Choix de la souche :

Différentes souches de trichogrammes de la même espèce varient en terme de préférence pour certains hôtes (Tabone *et al.*, 1999), cultures et conditions climatiques (Pak & van Heiningen, 1985). Avant d'effectuer des lâchers au champ, il est important de choisir une souche de trichogrammes de qualités connues. L'efficacité au champ dépend largement de son comportement de recherche (localisation de l'habitat et de l'hôte), de sa préférence d'hôte (reconnaissance, acceptation, adéquation), et de sa tolérance aux conditions environnementales.

La tolérance aux conditions extrêmes du climat pendant la période de croissance doit être soigneusement étudiée. Bien que la plupart des souches de trichogrammes soient sensibles à la sécheresse et à une humidité relative basse, la sélection naturelle a produit des souches de Trichogrammes, dans beaucoup d'endroits dans le monde, tolérantes aux températures extrêmes. Pour s'assurer de la survie lors de lâchers au champ, il est nécessaire d'effectuer un test de résistance à ces températures (Hassan, 1994). La température constitue le facteur le plus important qui influence l'efficacité des trichogrammes au champ (Bourchier & Smith, 1996).

7. Les Trichogrammes en lutte biologique :

Boivin (1999) a analysé les grandes tendances de recherche en lutte biologique en analysant les articles cités dans *Agricola* entre 1975 et 1996. Cette banque de données compile annuellement des articles publiés dans les revues traitant d'agriculture, de biologie, de physiologie, d'évolution et d'écologie. La proportion d'articles répertoriés traitant de lutte biologique est passé de 0,30 – 0,35 % au début des années 1980 à 1,25 % au début des années 1990. Pendant la même période, le nombre d'articles répertoriés sur les parasitoïdes a été multiplié par dix. En surface traitée, parmi ces parasitoïdes commercialisés, les trichogrammes représentent le groupe le plus important. Cela s'explique notamment par l'utilisation importante des trichogrammes dans des études fondamentales, surtout en biologie évolutive et écologie comportementale. Mais la cause majeure est l'importance de ces parasitoïdes en lutte biologique, car ces organismes ont de nombreux avantages, dont :

- leur aptitude à détruire leur hôte avant que les dégâts ne soient occasionnés;
- leur fécondité élevée;
- leur production en masse aisée;
- la possibilité d'être stockés;
- leur absence *a priori* d'induction de résistance du ravageur.

Les perspectives d'utilisation offertes par les trichogrammes sont nombreuses. Ces insectes qui parasitent les œufs de lépidoptères sont utilisés pour contrôler les populations de ces ravageurs dans des cultures variées par des lâchers inondatifs, et parfois inoculatifs (ACTA, 1999). Li (1994) fait le point sur l'utilisation de trichogrammes en lutte biologique. Les trichogrammes sont utilisés dans des pays où les gouvernements et l'opinion publique soutiennent la lutte biologique pour des raisons écologiques et économiques, dans des pays où on pratique depuis longtemps l'élevage en masse de trichogrammes, ou dans les pays ayant une main d'œuvre peu chère. L'ex-URSS a traité environ 28 millions d'hectares avec des trichogrammes en 1990, la Chine et le Mexique 2 millions chacun. La revue *Egg Parasitoid News* a recensé en 1996 une utilisation commerciale de trichogrammes sur près de 3,5 millions d'hectares à travers le monde. Les pays autres que l'URSS, la Chine et le Mexique ne sont pas aussi performants dans ce domaine du fait du manque de recherche investie et de l'utilisation intensive d'insecticide très toxique pour les trichogrammes. La lutte biologique contre la Pyrale du maïs avec les trichogrammes s'est fortement développée ces dernières années en France, avec désormais une place significative sur le marché. En 1997, plus de 30000 ha de maïs ont été protégés avec des trichogrammes, avec des efficacités équivalentes à celles des insecticides conventionnels, ce qui représente environ 7 % des surfaces traitées (Frandon & Kabiri, 1998).

Chapitre II

Présentation du laboratoire d'accueil

Le site Internet www.cirad.fr est une source d'informations très complète sur l'organisation, le fonctionnement et les activités du CIRAD.

1. Présentation générale :

Le CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) est un organisme scientifique français spécialisé en recherche agronomique appliquée aux régions chaudes. Il a pour mission de contribuer au développement rural des pays tropicaux et subtropicaux par des recherches, des réalisations expérimentales, des actions de formation, d'information scientifique et technique, et en France et à l'étranger. Ses activités recouvrent les domaines des sciences agronomiques, vétérinaires, forestières, agro-alimentaires. Cette coopération internationale fait participer plus de 90 pays d'Afrique, d'Asie, du Pacifique, d'Amérique latine et d'Europe. Des chercheurs dans 50 pays travaillent au sein de structures nationales de recherche ou en appui à des opérations de développement.

Des dispositifs de recherche se trouvent en France à Montpellier, en région parisienne, en Corse mais aussi dans la France de l'outremer : Guadeloupe, Martinique, Guyane, Réunion, Mayotte, Nouvelle-Calédonie, Polynésie française.

Le CIRAD est un EPIC (Etablissements Publics à Caractère Industriel et Commercial) avec un statut semi-public, proche de l'INRA, qui emploie 1800 personnes, dont 900 cadres. Son budget annuel est de un milliard de francs.

Le CIRAD est organisé en 7 départements comprenant 28 programmes (tableau 3).

2. Le CIRAD-CA :

Ce département est divisé en quatre programmes : canne à sucre, coton, cultures alimentaires, écosystèmes cultivés. Le CIRAD-CA participe par ses travaux au développement des systèmes de culture annuels et à la gestion durable du milieu dans les zones tropicales.

Ses recherches ont plusieurs objectifs :

- accroître la production pour répondre à l'enjeu alimentaire mondial;
- optimiser le fonctionnement des filières de cultures annuelles dans les bassins de production;
- concevoir et diffuser des systèmes de culture durables respectant les ressources naturelles et l'environnement;
- mettre au point des produits alimentaires de qualité qui répondent aux exigences des marchés et des consommateurs.

En 1999, le département des cultures annuelles a lancé plusieurs initiatives importantes qui visent à mieux comprendre la diversité des situations et des objectifs des producteurs. La recherche doit proposer une gamme de solutions techniques et des outils d'aide à la décision pour raisonner les choix et évaluer les risques. Ces objectifs sont compris dans le plan d'action agroécologique que le CIRAD a lancé avec l'Agence Française de

Départements	Programmes
Cultures annuelles CIRAD-CA	Canne à sucre Coton Cultures alimentaires Ecosystèmes cultivés
Cultures pérennes CIRAD-CP	Cacao Café Cocotier Hévéa Palmier à huile
Productions fruitières et horticoles CIRAD-FLHOR	Arboriculture fruitière Bananiers et plantains Productions horticoles
Elevage et médecine vétérinaire CIRAD-EMVT	Ecosystèmes naturels et pastoraux Productions animales Santé animale
Forêts CIRAD-forêt	Arbres et plantations Bois Forêts naturelles
Territoires, environnement et acteurs CIRAD-TERA	Agricultures familiales Espaces et ressources Savanes et systèmes irrigués Tropiques humides
Amélioration des méthodes pour l'innovation scientifique CIRAD-AMIS	Agro-alimentaire Agronomie Biotechnologies et ressources génétiques végétales – Biotrop Economies, politiques, marchés – Ecopol Modélisation des plantes – Amap Protection des cultures

Tableau 3 – Organisation du CIRAD.

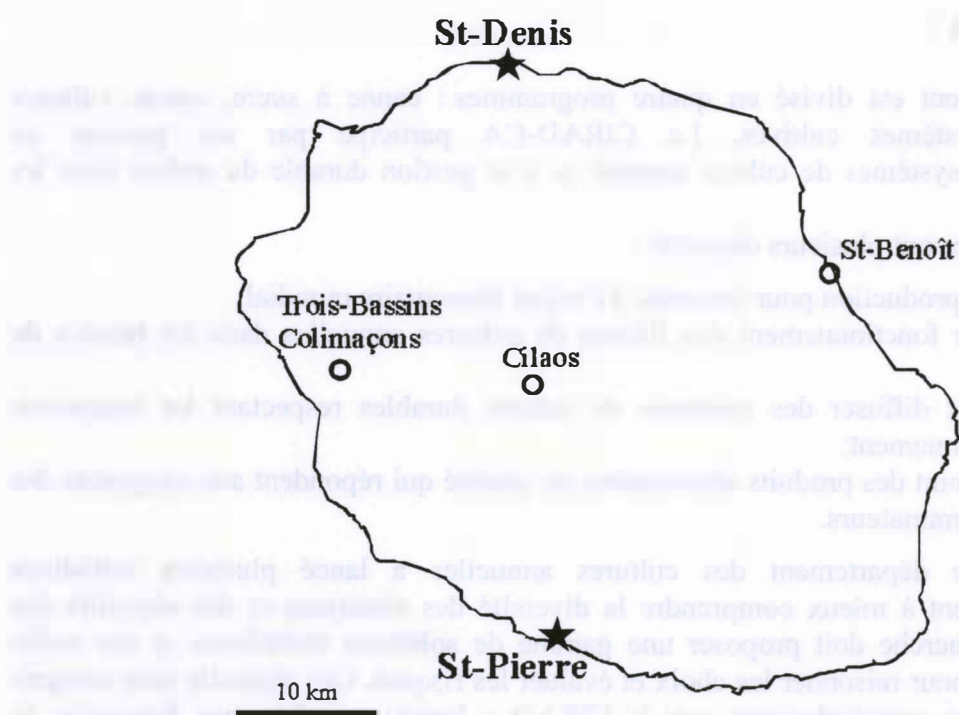


Figure 1 – Situation géographique des implantations du CIRAD à la Réunion.

Développement, le Fonds Français pour l'Environnement Mondial et le Ministère des Affaires Etrangères.

3. La canne à sucre au CIRAD-CA :

La canne à sucre représente 80 % de la production mondiale de sucre (Source F.A.O., 2000) et constitue la source exclusive de sucre pour les pays en voie de développement. La consommation augmente régulièrement dans ces pays et la satisfaction des besoins est souvent une priorité. Le programme canne à sucre dispose de compétences de recherche et une capacité d'expertise dans des conditions climatiques et socio-économiques très diverses. L'amélioration de la production est capitale, de même que la satisfaction des besoins des opérateurs de la filière. L'ensemble des travaux effectués au CIRAD suivent les quatre axes suivants :

- approfondissement des connaissances sur le génome de la canne et les maladies afin de sélectionner des clones élites et contrôler les parasites.
- amélioration des systèmes de culture de la canne à sucre par des itinéraires techniques adaptés et une meilleure gestion de l'irrigation et de la fertilisation.
- mise au point des systèmes d'aide à la décision et à la gestion pour tous les types de production.
- conception de moyens de protection intégrée en fonction des conditions écologiques et économiques de chaque bassin de production.

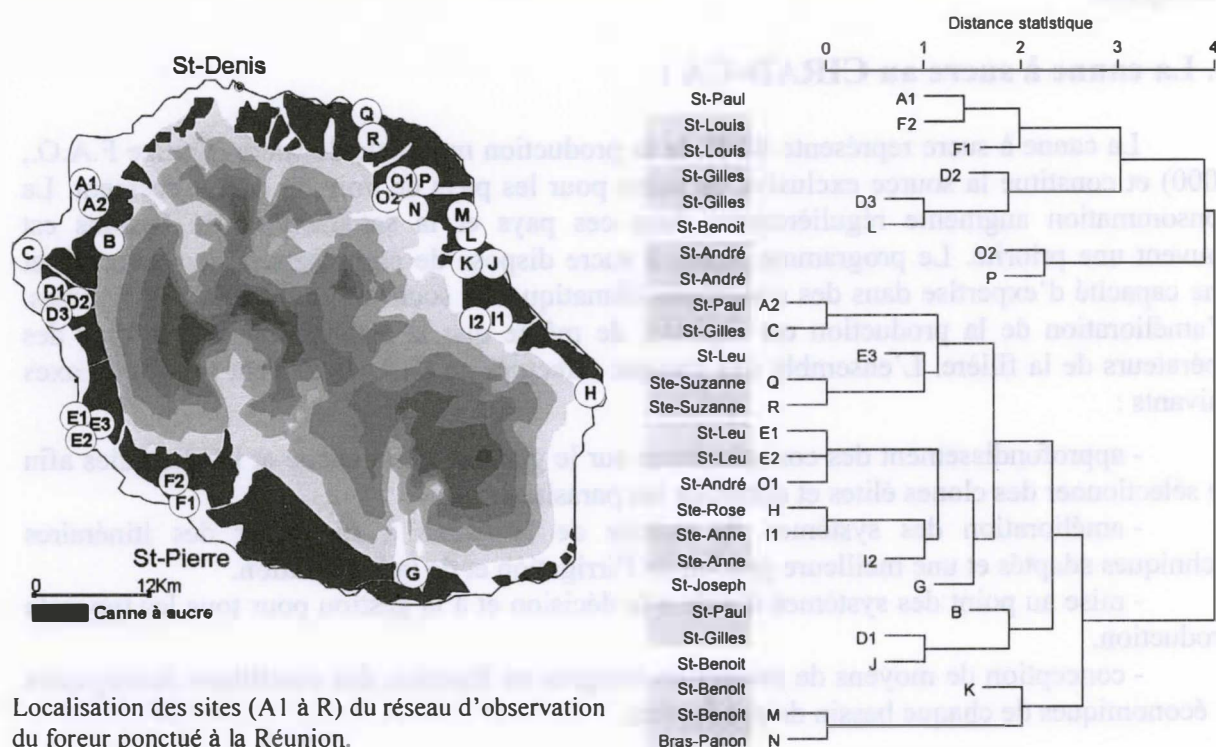
4. Le CIRAD à La Réunion :

Des stations sont situées à St-Denis et à St-Pierre, ainsi que des implantations à Trois-Bassins-Colimaçons, Cilaos et Saint-Benoît (figure 1). Celles-ci emploient 151 agents dont 32 chercheurs.

4.1. Les activités :

- la canne à sucre : dans le cadre de la relance de la filière, des travaux sont effectués sur la mise en valeur des ressources génétiques, sur l'étude des systèmes de production, et sur l'élaboration d'une stratégie de développement adaptée (DAF, 1996).
- les fruits et légumes : l'amélioration des variétés et des systèmes de culture permettra de satisfaire la demande locale et d'exporter, notamment les productions de contre-saison.
- la protection des plantes : la création d'un Pôle de Protection des Plantes (3P), en association étroite avec l'Université de la Réunion et le S.P.V., à vocation régionale et internationale, va regrouper les compétences de différents organismes, renforçant ainsi le potentiel scientifique et créant une structure d'accueil et de formation dans ce domaine.
- l'agriculture des Hauts : la mise en place de systèmes diversifiés durables permet d'appuyer les petites unités familiales, valorisant et protégeant les milieux physiques.
- d'autres études sont effectuées sur l'élevage, le maïs, les plantes aromatiques, le bois et les forêts, l'environnement.

Les principaux partenaires sont l'Union européenne, l'Etat, le Conseil régional, le Conseil général, la Chambre d'agriculture, l'INRA, l'Université de la Réunion, le Service de Protection des Végétaux, la F.D.G.D.E.C....



Localisation des sites (A1 à R) du réseau d'observation du foreur ponctué à la Réunion.

Figure 2 – Incidence régionale du foreur ponctué : comparaison des taux d'entre-nœuds attaqués des cannes de 52 parcelles groupées sur 26 sites (A1 à R). Les sites d'une même boîte grise sont géographiquement (distance < 10Km) et statistiquement proches (test de comparaison multiple de Sidak des prédictions du modèle linéaire généralisé, et représentation des distances sous forme d'arbre après classification ascendante hiérarchique) (Source : Rapport annuel CIRAD Canne à Sucre 2000).

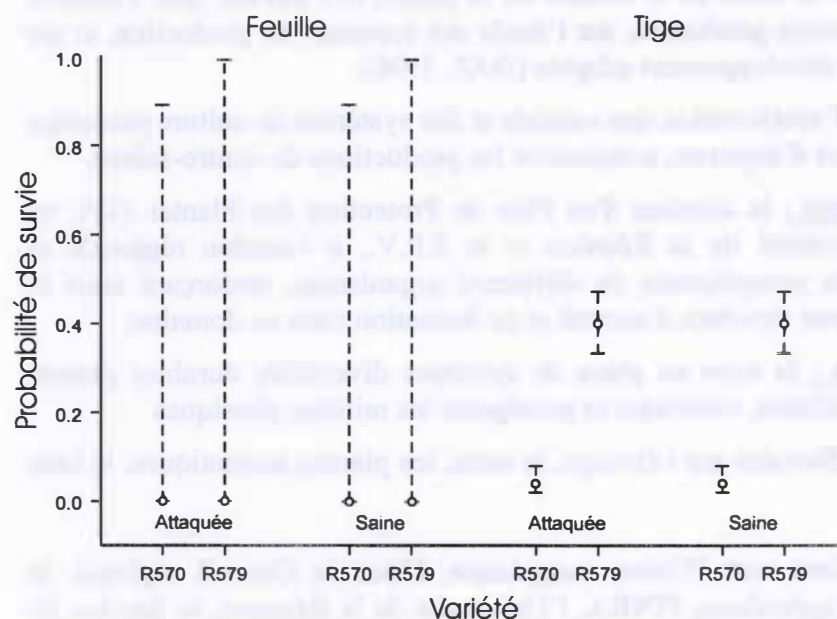


Figure 3 – Probabilité de survie au cours du développement larvaire des chenilles de *Chilo sacchariphagus* élevées sur milieu semi-artificiel contenant de la poudre de feuilles ou de tiges de cannes attaquées ou saines de variété R570 ou R579 (données ajustées par le modèle linéaire généralisé \pm e.s.) (Source : Rapport annuel CIRAD Canne à Sucre 2000).

4.2. Le laboratoire d'entomologie :

4.2.1. Effectif et budget :

Le laboratoire d'entomologie du CIRAD-CA comprend un chercheur et sept techniciens. Il dispose d'un budget annuel d'environ 440 kF, financé à hauteur de 110 kF par le CIRAD (B.C.R.D.) et de 330 kF par les Contrats Région (40 %) et l'Europe (60 %).

4.2.2. Axes de recherche pour l'année 2001 :

Depuis plusieurs années, la majorité du travail du laboratoire d'entomologie est effectuée sur la lutte intégrée contre le foreur ponctué. La dynamique des populations du foreur est étudiée à l'échelle régionale depuis quatre ans, constituant un observatoire du ravageur, et de l'agrosystème cannier en général, indispensable à la bonne compréhension des facteurs qui influent sur la dynamique du ravageur. Ces informations serviront à la mise en place de moyens de lutte efficaces (techniques culturales, lutte biologique, choix des variétés résistantes ou tolérantes, *etc.*) (Rochat *et al.*, 2001). Un programme de lutte biologique par lâchers inondatifs de Trichogrammes a débuté en 2000 et constitue l'activité principale du laboratoire pour 2001 (Goebel *et al.*, 2001). Parallèlement à la lutte biologique, l'utilisation potentielle de variétés résistantes au foreur est étudiée au travers du cas particulier de la variété R570. Un poster du congrès SASTA 2001, qui résume les activités du laboratoire, est reporté dans l'annexe 1.

4.2.2.1. Incidence du foreur à l'échelle régionale :

Le taux d'attaque et le nombre d'entre-nœuds attaqués par canne sont des indicateurs pertinents des infestations en foreurs et de la perte de rendement (Goebel, 1999). Deux contrôles par semestre sont effectués sur une trentaine de parcelles de R570 et de R579. Ces indicateurs sont mis en relation avec les caractéristiques des parcelles (techniques culturales, site, variété, *etc.*). Le site et la variété sont les variables les plus significatives, et dans une moindre mesure l'altitude. Bien que l'hétérogénéité inter-sites soit forte, il apparaît une certaine constance par site et des ressemblances entre sites géographiquement proches (figure 2). Une structuration géographique importante existe dans la dynamique des infestations, probablement d'origine méso-climatique. Le parasitisme naturel des larves et des nymphes du foreur est abordé de la même façon. Une synthèse pluri-annuelle en cours devrait confirmer cette structuration spatiale.

4.2.2.2. Lutte intégrée contre le foreur ponctué de la canne à sucre à la Réunion :

Avant d'envisager les opérations de lutte biologique à l'aide de trichogrammes, un inventaire des parasitoïdes oophages présent dans l'agrosystème cannier a été réalisé. Les parasitoïdes sont piégés à l'aide d'œufs de *Galleria mellonella*, hôte de substitution des trichogrammes au laboratoire. Les parasites récoltés sont conservés au laboratoire dans un souchier, dont une partie est envoyée à l'INRA d'Antibes, et déterminée par B. Pintureau à l'INRA/INSA de Lyon. Des trichogrammes ont été rencontrés dans 9 sites sur 10, en très faible quantité. Jusqu'à présent, tous les individus identifiés appartiennent à l'espèce *Trichogramma chilonis* Ishii. Une fois identifiées et certifiées, les souches sont rapatriées à la Réunion afin de rechercher des biotypes adaptés aux différentes zones de culture de la canne.

Le ou les biotypes les plus appropriés seront multipliés pour réaliser des lâchers inondatifs au champ afin de tester leur efficacité à limiter les populations de foreurs.

4.2.2.3. Résistance de la variété R570 au foreur ponctué :

Il est acquis que la variété de canne à sucre R570 est moins attaquée par le foreur ponctué *C. sacchariphagus* que d'autres variétés actuellement cultivées à la Réunion, comme la R579. L'origine de cette résistance est étudiée par différentes approches (comportement, tests de choix, étude des propriétés physiques des tiges, histologie...) (Goebel, 1999; Morin, 2000; Vercambre *et al.*, 2001). L'étude du développement et la survie des chenilles du foreur sur milieu semi-artificiel contenant de la poudre de canne broyée a apporté deux résultats marquants (Figure 3) : (1) la tige de canne contient des éléments indispensables au développement complet des larves, et qui n'existent pas dans les feuilles pourtant consommées par les jeunes larves; (2) la survie des larves élevées avec de la variété R570 est quasi nulle. L'effet des attaques préalables des cannes est à confirmer. Cette approche s'avère intéressante dans la recherche des mécanismes de résistance de la R570 au foreur, et pourrait constituer à terme un test biologique pertinent pour cribler les variétés (Vercambre *et al.*, 2001).

4.2.2.4. Coopérations internationales :

De par ses activités de recherches d'intérêt mondial, le laboratoire d'entomologie du CIRAD-CA de la Réunion entretient des collaborations avec d'autres équipes du CIRAD, à la Réunion et à Montpellier (ex. résistance variétale), avec les universités (ex. Université de la Réunion : foreur, ver blanc) et l'INRA (ex. INRA-Antibes : lutte biologique). La coopération internationale est également très importante. Elle est de premier plan sur la région de l'Océan Indien : MSIRI (Mauritian Sugarcane Research Institute) à Maurice, SASEX (South African Sugarcane Experiment Station) en Afrique du Sud, et concerne également le ISCR (Institute of Sugar Cane Research) au Vietnam.

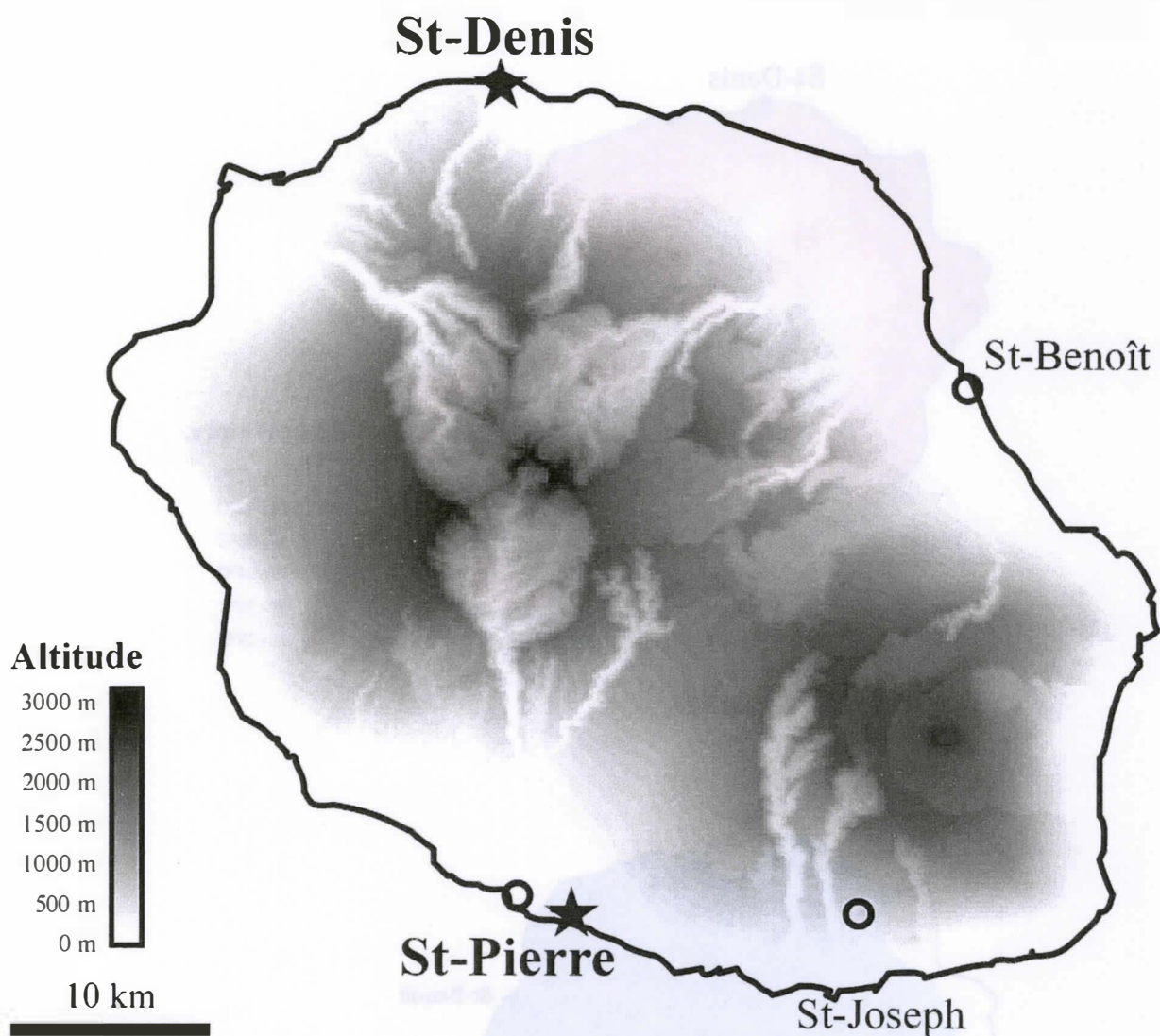


Figure 4 – Carte du relief de la Réunion.

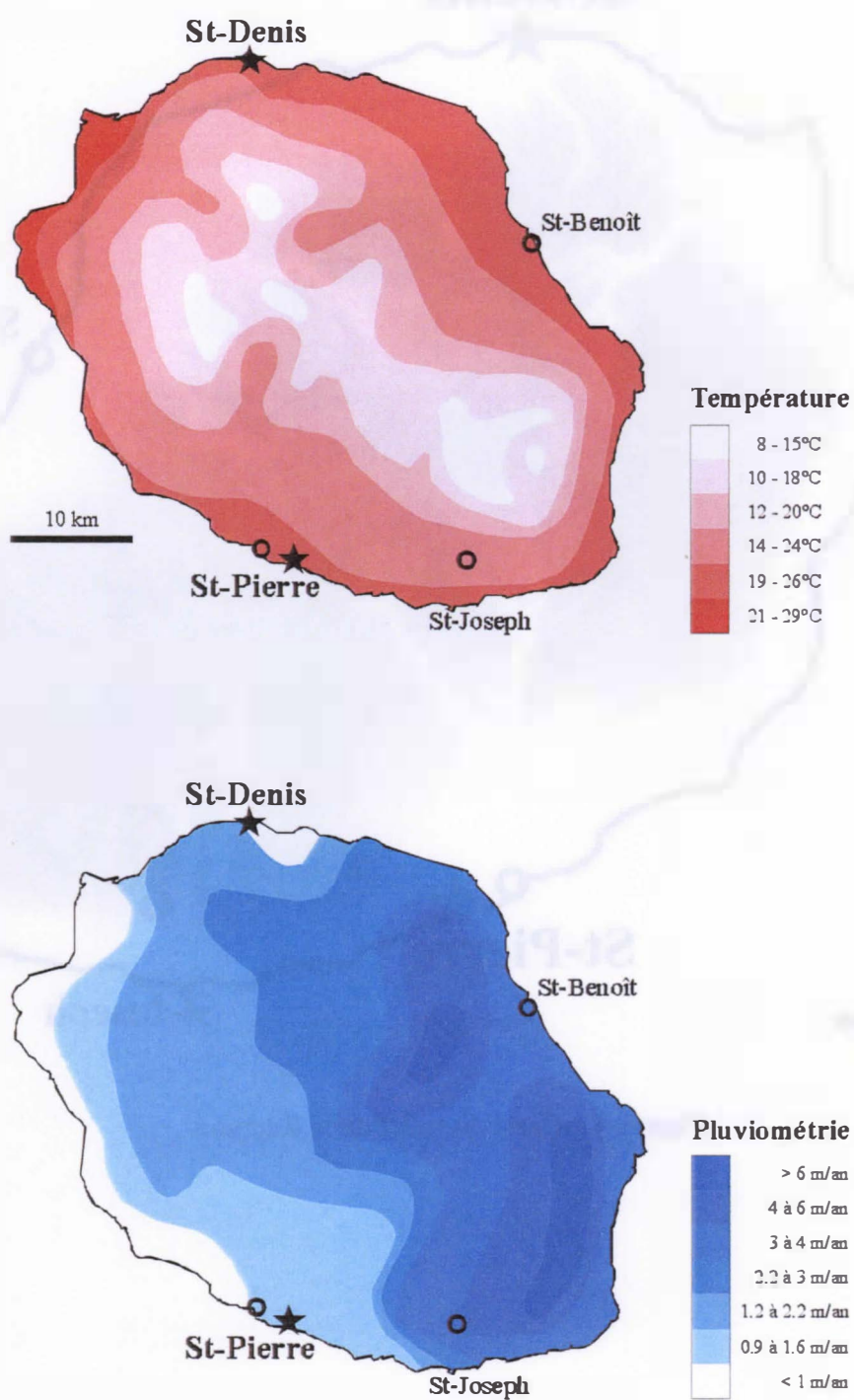


Figure 5 – Cartes climatiques de la Réunion (données climatiques : Soler, 1997). Les cercles indiquent les sites où ont été collectées les trois souches utilisées pour l'étude.

Chapitre III

La Réunion : une île volcanique et tropicale

Ancienne colonie, devenue département français en 1946, l'île de la Réunion est peuplée de plus de 640 000 personnes aujourd'hui. Peuplée depuis 1643, son histoire (colonisation, esclavage, et immigration spontanée) en a fait une société créole à mélange ethnique et racial exceptionnel. Depuis 1982, l'île possède deux collectivités locales décentralisées élues : le Département (Conseil Général) et la Région (Conseil Régional), qui se partagent la gestion de l'île avec l'Etat.

1. Situation géographique et topographie :

La Réunion est une île volcanique située dans l'Océan Indien par 55°33 de longitude est et 21°07 de latitude sud, à 660 kilomètres à l'est de Madagascar. Avec Maurice et Rodrigues, elle forme l'archipel des Mascareignes. D'une superficie de 2510 km², elle est très montagneuse et son sommet, le Piton des Neiges, culmine à 3069 m (figure 4). L'île est issue de laves basaltiques issues de la perforation par un point chaud de l'écorce terrestre située à plus de 4000 m sous le niveau de l'océan (Raunet, 1991). L'activité volcanique concerne actuellement le Piton de la Fournaise (2632 m) au sud-est de l'île.

2. Climat :

Le climat de la Réunion est tropical humide (Soler, 1997). Deux saisons peuvent être distinguées. De mai à octobre, l'hiver est la saison "fraîche" ou "sèche"; les températures sont douces et les précipitations peu importantes, sauf sur la côte est où elles restent abondantes. De novembre à avril, l'été est caractérisé par des températures plus élevées, une humidité plus forte et des précipitations plus importantes; c'est la "saison chaude" ou "saison des pluies". Pendant l'été austral, la saison cyclonique s'étend du mois de novembre au mois d'avril, avec une concentration entre janvier et mars. Quatre cyclones tropicaux sont observés en moyenne par an dans la zone sud-ouest de l'océan Indien, avec une variabilité interannuelle très importante.

Le climat est caractérisé par de grandes variabilités liées à la topographie de l'île. La température décroît avec l'altitude (figure 5). Elle varie sur le littoral entre 21°C l'hiver (moyenne de juillet) et 26°C l'été (moyenne de janvier). A 1500 m, la température varie de 12°C l'hiver à 17°C l'été. L'amplitude diurne et annuelle des températures pour un lieu donné de l'île est très faible, de 5 à 7°C environ. Cela est dû à l'inertie thermique de l'océan et aux vents venant du sud-est, les alizés.

A l'est, la côte "au vent" est directement soumise aux alizés, et la pluviométrie est très importante toute l'année (jusqu'à 11000 mm par an sur le massif du volcan). A l'ouest, la côte "sous le vent" est protégée des alizés par les reliefs. Le climat est beaucoup moins humide (525 mm par an à St-Gilles-les-bains) et les régimes de brise sont prédominants (figure 5).

3. Sols :

Le climat tropical humide favorise l'hydrolyse des minéraux des roches à dominante basaltique. Sur la côte "au vent", sur les roches des épisodes volcaniques anciens, les sols sont les plus anciens. Les sols sont des andosols perhydratés. La côte sous le vent est caractérisée par des sols plus variés. Avec l'augmentation d'altitude, différents sols se succèdent : des sols

bruns, andosols désaturés non perhydratés, andosols désaturés perhydratés, andosols désaturés podzoliques, andosols vitriques ou podzoliques peu épais (Raunet, 1991).

4. Végétation :

La végétation de la Réunion est aussi variée que le climat et le relief (Raunet, 1991). Chaque étage est caractérisée par son altitude et son exposition. Par exemple, la côte ouest est recouverte d'une savane littorale d'arbustive ou arborée. A l'opposé, une végétation de lande éricoïde existe à partir de 1600 m d'altitude.

Les séries mégathermes de moyennes ou basses altitudes ont été en grande partie dégradées par l'homme. La série mégatherme semi-xérophile subsiste en quelques endroits sur la côte ouest de l'île, avec la savane littorale de basse altitude et la forêt de moyenne altitude (200–800 m). La série mégatherme hygrophile est toujours présente en de rares endroits sur la côte "au vent". Elle est composée de forêt sempervirente à "bois de couleur". Au-delà, on trouve la végétation forestière naturelle qui commence en général par une bande de forêt secondaire à espèces introduites (goyavier, jamrose...), passant à la forêt primitive à "bois de couleur" mésotherme.

A partir de 1500 m et jusqu'à 1800 m se trouve l'étage à Tamarins, très spécifique à la Réunion. Il précède les landes de l'étage supérieur. Les coulées récentes de la Fournaise ne portent le plus souvent qu'une végétation pionnière à base de lichens et de fougères.

5. Agriculture :

En dessous de 700 m, une monoculture de canne à sucre domine l'île (27000 ha) (figure 6) (DAF, 1997). Hérité d'une économie de plantation, l'agriculture est la principale activité productive de l'île. Les produits sont essentiellement destinés à l'exportation (sucre, rhum, plantes à parfum, vanille,...). Depuis quelques années, les productions agricoles se diversifient grâce aux cultures maraîchères et fruitières et à l'élevage, sous l'impulsion des collectivités locales et grâce à une demande croissante en "produits pays" (Beaudemoulin, 1997; Sengel, 1997). Cette tendance concernant surtout les Hauts de l'île, les zones de basse altitude restent essentiellement occupées par la canne à sucre, qui occupe plus de 50 % de la Surface Agricole Utile (S.A.U.).

Les filières végétales traditionnelles (vanille, géranium, vétiver,...) sont caractérisées par une forte régression structurelle, même si cette tendance pourrait s'inverser grâce aux aides aux productions traditionnelles.

La production horticole a connu un essor important depuis quinze ans, avec notamment la rose et l'anthurium qui occupent une surface de 210000 m² sous abris et en plein champ (Beaudemoulin, 1997).

L'élevage réunionnais est passé en vingt ans d'un stage artisanal à un stade moderne et performant. La filière organisée assure en moyenne 75 % des productions animales, avec notamment 11000 t de viande porcine et 13 millions de litre de lait en 1996 (Sengel, 1997).

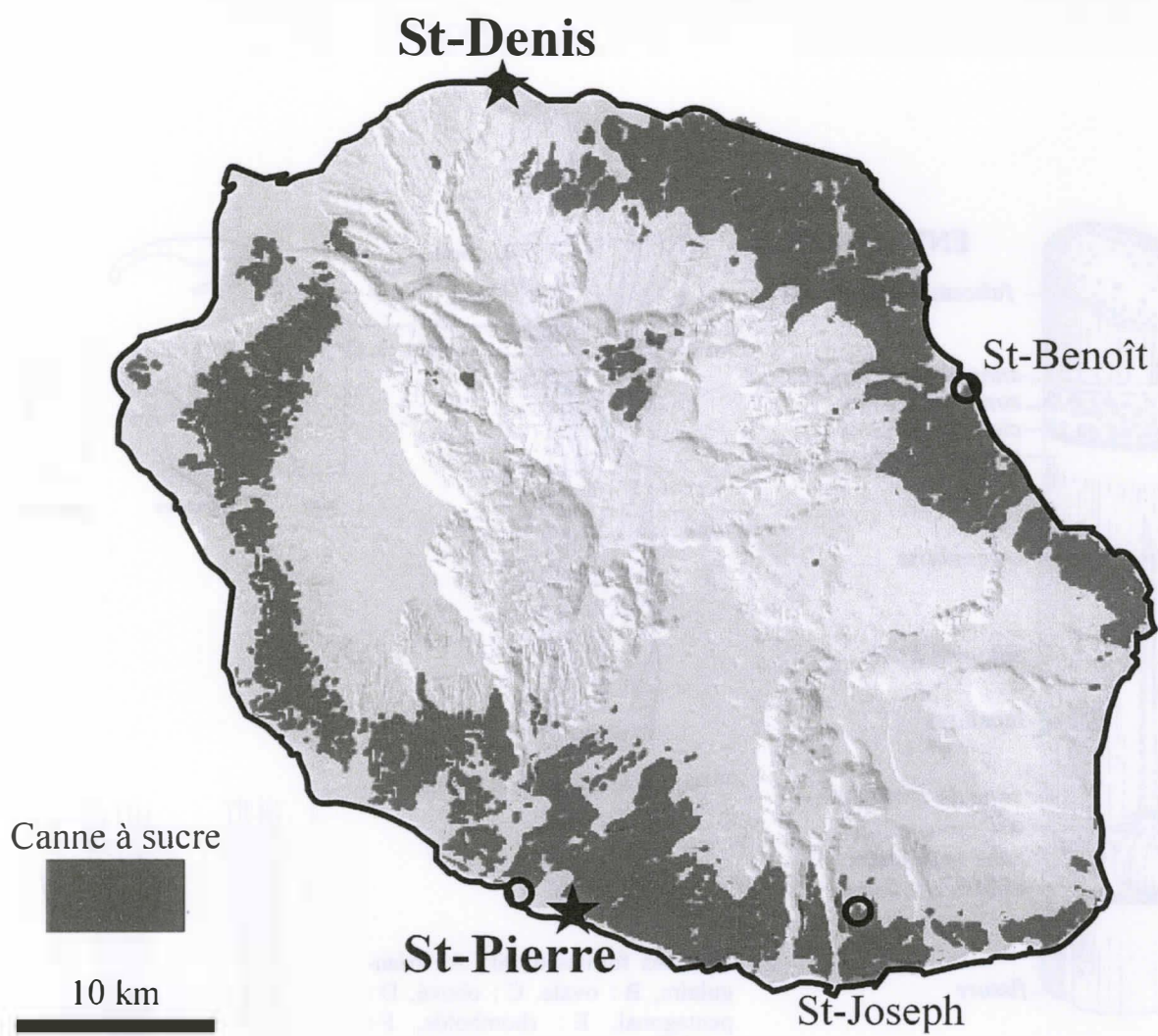
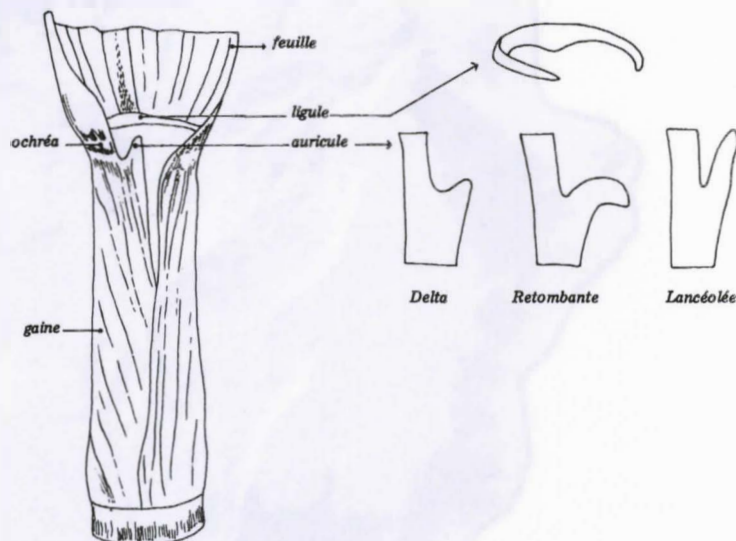
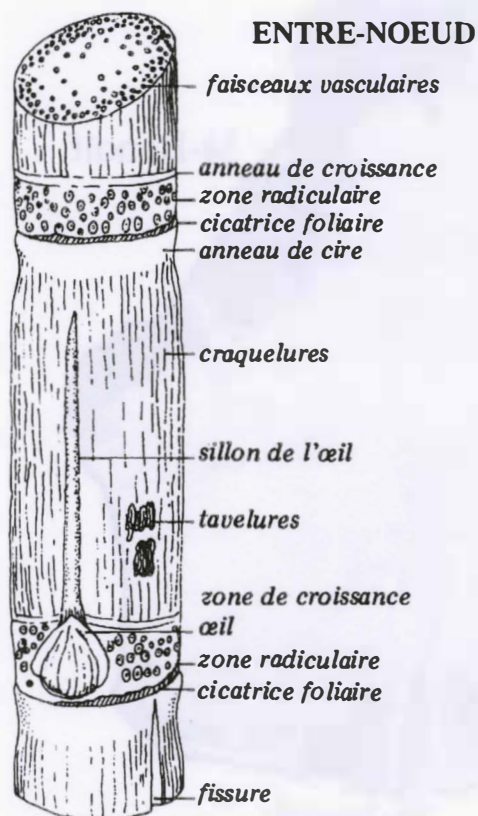
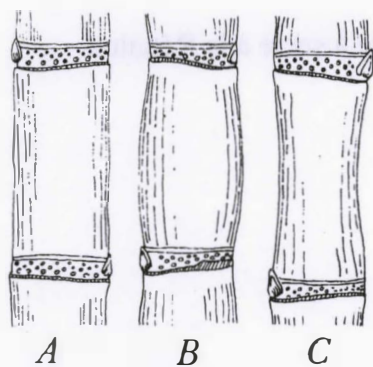


Figure 6 – Répartition des surfaces agricoles cultivées en canne à sucre à la Réunion.



Détail de la gaine de la feuille.

Diverses formes d'œil : A : triangulaire, B : ovale, C : obové, D : pentagonal, E : rhomboïde, F : rond, G : ové, H : rectangulaire, I : rostré.



Formes les plus fréquentes des entre-nœuds : A : cylindrique, B : en barillet, C : en bobine.

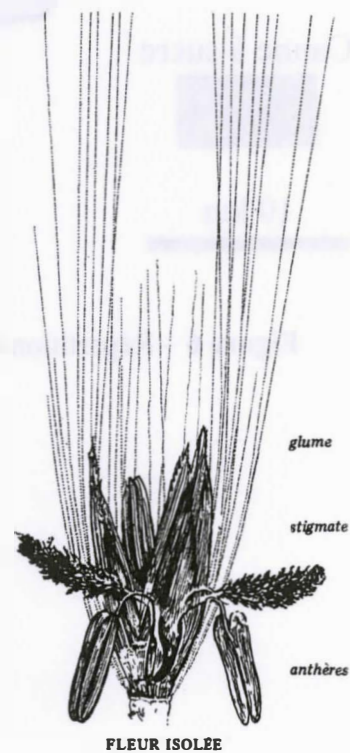
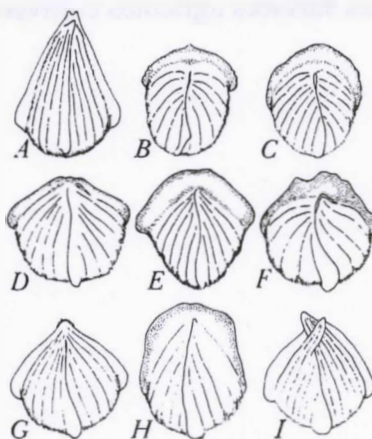


Figure 7 – Morphologie des organes aériens de la canne à sucre (d'après Fauconnier & Bassereau, 1970)

Chapitre IV

La canne à sucre

1. Origine et distribution géographique :

La canne à sucre est une plante monocotylédone appartenant à la famille des Graminées et au genre *Saccharum*. Cultivée et dispersée de part le monde depuis les temps les plus reculés, des croisements successifs lui ont conféré une complexité chromosomique importante, rendant l'étude de son origine très difficile (D'Emmerez de Charmoy, 1970). Le *Saccharum robustum* Brandes & Jeswiet ex Grassl est considéré comme espèce botanique ancestrale et la Nouvelle Guinée et les îles voisines comme centre d'origine. Des agriculteurs néolithiques ont dispersé les types les plus intéressants. La canne à sucre est signalée en Chine et en Inde 6000 ans avant J.-C. et aux Iles Hawaï et Tahiti entre 500 et 1100 ans avant J.-C..

Après avoir été diffusée en Palestine, en Egypte (700 ans après J.-C.), en Sicile, en Espagne et au Maroc, Christophe Colomb apporta des boutures de canne des Iles Canaries à l'île appelée maintenant République Dominicaine. Cette culture se développa dans la plupart des pays tropicaux de l'Amérique au XVI^e siècle. Réintroduite à Hawaï vers l'an 800, la canne à sucre fut importée aux Iles Maurice et de la Réunion en 1650.

La canne à sucre n'est limitée que par le froid, l'altitude ou l'eau, donc la majeure partie des régions tropicales et de nombreuses zones subtropicales se prêtent à cette culture.

2. Les principales espèces du Genre *Saccharum* :

Parmi les six espèces les plus connues, deux existent à l'état sauvage (*Saccharum spontaneum* et *S. robustum*), tandis les quatre autres sont considérées comme des cultigènes (Soopramanien, 2000).

S. spontaneum L. ($2n = 40$ à 128) : Les feuilles en lanières sont rugueuses, le rhizome s'étend considérablement. Les tiges, de 0.3 à 8 m, ne contiennent que peu de jus et de sucre. Les sélectionneurs l'utilisent pour sa vigueur, sa dureté et sa résistance aux maladies.

S. robustum Brandes & Jeswiet ex Grassl ($2n = 60$ à 194) : Les feuilles sont larges et retombantes. Les tiges sont pauvres en eau et totalement privées de sucre. Son utilisation dans les programmes de sélection est limitée à cause de sa sensibilité à certaines maladies.

S. officinarum L. ($2n = 80$) est connue sous le nom de canne "noble" à cause de ses tiges épaisses et sucrées. Cette espèce est par excellence la canne à sucre. Elle est adaptée aux conditions tropicales. Les tiges ont une teneur relative en saccharose élevée et contiennent peu de fibres. Elle est sensible aux principales maladies.

Les variétés actuelles descendent d'hybrides *S. spontaneum* \times *S. officinarum*.

S. barberi Jeswiet ($2n = 82$ à 142), *S. sinense* Roxb. ($2n = 118$) et *S. edule* Hassk ($2n = 74$) ont aussi une teneur en fibre plus faible et une teneur en saccharose plus élevée que les deux espèces sauvages. Elles sont aussi sensibles aux maladies.

3. Description morphologique des principaux organes :

Une synthèse de la botanique de la canne à sucre a été réalisée par Fauconnier & Bassereau (1970). Il existe tout un vocabulaire pour décrire la tige et la feuille de la canne à sucre (figure 7). Ces caractères servent à différencier les variétés.

- La tige : C'est la partie qui est utilisée en sucrerie car elle renferme du saccharose. Elle est composée d'une suite de nœuds et d'entre-nœuds. Elle mesure de 1.5 à 4 m de longueur avec un diamètre de 1,5 à 6 cm suivant les variétés. Son poids à la récolte est de 300 g à 6 kg. Sa couleur dépend de la variété et de son exposition au soleil, qui la rougit. Son port peut être très érigé ou complètement étalé. Une touffe de cannes adultes présentent un ensemble de tiges de diamètres, de hauteurs et d'âges différents. Les yeux (= bourgeons), situés sur les nœuds, sont alternés et protégés par le milieu de la base de chaque gaine foliaire.

- Les racines : Après la plantation apparaissent des racines de bouture minces et très ramifiées. Elles sont remplacées après 2 à 3 mois par les racines de tige. On en distingue trois types : des racines superficielles, ramifiées et adsorbantes; des racines de fixation, plus profondes; des racines cordons, qui peuvent aller jusqu'à 6 m de profondeur. L'importance de chacun des types dépend de la variété, du type de sol et de son humidité.

- Les feuilles, implantées au niveau des nœuds, sont alternées et opposées. Elles sont allongées et composées de deux parties, la gaine et le limbe, reliées par une articulation, où se trouve l'ochréa, zone pigmentée qui en marque la limite. Le limbe a une nervure centrale et des bords légèrement dentelés. Sa largeur varie selon les variétés de 2 à 10 cm et sa longueur de 60 à 150 cm. Les feuilles âgées, sèches, constituent la "paille".

- L'inflorescence est constituée d'un axe principal portant des branches primaires et secondaires et une paire d'épillets à chaque articulation. Les épillets sont entourés de longs poils qui donnent à l'inflorescence une apparence soyeuse ou pelucheuse. La fleur est bisexuée à une seule ovule. La "graine" de canne (caryopse) est extrêmement petite.

4. Cycles de culture de la canne :

La culture de la canne s'effectue normalement par bouturage, les graines étant réservées à la création variétale. Les boutures sont des morceaux de la tige de canne comprenant quelques entre-nœuds et portant des bourgeons. Les cycles se résument ainsi :

- La plantation : Les boutures sont enterrées dans des sillons de labour.

- La levée : Les bourgeons "germent" et donnent des tiges primaires en utilisant les réserves contenues dans la bouture. En même temps, les radicules naissent des primordia situés au niveau de la zone radiculaire du nœud. L'alimentation de la jeune plante est alors assurée.

- Le tallage : Les tiges primaires donnent des tiges secondaires à leur base et ainsi de suite jusqu'à obtention d'une touffe de canne, qui peut comporter de 5 à 40 cannes selon la variété et les conditions du milieu.

- Le développement des racines : Les racines de tige se développent à partir des primordia des entre-nœuds.

- La croissance : L'élongation de chaque tige commence au niveau du bourgeon végétatif terminal en donnant une suite de nœuds et d'entre-nœuds qui peuvent mesurer plus de 20 cm lorsqu'ils sont situés au-dessus du sol. Les tiges grandissent pendant que les feuilles implantées à chaque nœud croissent, se déroulent, et vieillissent pour être remplacées par des feuilles plus jeunes sur les nouveaux nœuds. Les racines se ramifient et s'allongent.

- La floraison : A partir d'un certain âge, le bourgeon apical peut se transformer en bourgeon floral, sous influence de facteurs exogènes comme la diminution de la photophase. La floraison ralentit la croissance de la plante et diminue les réserves en sucres. De ce fait, les sélectionneurs préféreront des variétés qui fleurissent peu ou pas.

- Les repousses ou rejets : Après la récolte, les bourgeons latents de la souche (rhizome) donnent naissance à de nouvelles tiges avec de nouveaux yeux. De nouvelles racines se développent, remplaçant l'ancien système racinaire qui aura cessé ses fonctions.

A la Réunion, la culture est replantée après huit à dix repousses en moyenne. La coupe s'effectue de juillet à novembre, ce qui correspond à l'ouverture des usines pour la réception et le broyage des cannes. Dans certaines exploitations, les cannes sont brûlées juste avant la récolte pour éliminer la paille et faciliter les travaux. Le brûlage est maintenant interdit pour des raisons de sécurité et de protection de l'environnement. Dans certaines zones de l'île, la canne est encore épaillée manuellement (avant la récolte) et les feuilles sèches disposées au sol, le long des rangs (Goebel, 1999).

5. La filière canne à sucre :

En un siècle, la production sucrière (saccharose) mondiale est passée de 9,6 millions de tonnes à plus de 127 millions aujourd'hui (Source F.A.O., 2000). Depuis 50 ans, la répartition entre la canne à sucre et la betterave reste stable (80 % / 20 %). En 2000, la canne à sucre occupait environ 19 millions d'hectares dans 82 pays et la betterave 6 millions dans 48 pays (Source F.A.O., 2000). La consommation mondiale a augmenté de près de 40 % au cours des vingt dernières années, surtout dans les pays en voie de développement et à forte croissance démographique. Aux Etats-Unis, la consommation diminue, car elle est concurrencée par les édulcorants et d'autres composés sucrés (sirop de glucose...). Les cinq premiers producteurs de sucre (CEE, Brésil, Chine, Etats-Unis, et Communauté des états indépendants) assurent 45 % de la production mondiale (Chastel, 1994).

Les Départements d'Outre Mer français participent à la production sucrière de la CEE. Des quotas sont fixés, avec un prix du sucre garanti. La Réunion bénéficie d'un quota de 300000 tonnes de sucre, mais ce chiffre est loin d'être atteint. En 2000, la production de canne a été de 1,82 millions de tonnes, pour une production de sucre de 204000 tonnes environ (Anonyme, 2001).

Des informations complémentaires sur la filière canne à sucre sont reportées dans l'annexe 2.

7. Les principaux ravageurs de la canne à sucre à la Réunion :

La nature pluri-annuelle et l'importante biomasse de la canne à sucre sont des conditions favorables à la multiplication des insectes, dont certains sont nuisibles en affectant le rendement final en canne et en sucre.

7.1. Les ravageurs attaquant le système racinaire :

Le ver blanc, *Hoplochelus marginalis* Fairmaire (Coleoptera, Melolonthidae), est le seul ravageur du système racinaire réellement préjudiciable à la canne à sucre. Il a probablement été introduit de Madagascar à la Réunion en 1972. Signalé en 1981, il a fait l'objet d'une lutte biologique basée sur l'emploi d'entomophages et d'entomopathogènes. Le CIRAD-CA a mis au point, en collaboration avec l'INRA, une méthode d'application du champignon *Beauveria brongniartii* Saccardo (Vercambre *et al.*, 1991) qui permet de contrôler efficacement le ver blanc. Quelques sites localisés dans l'île restent cependant sensibles au ver blanc (Vercambre, comm. pers.).

7.2. Les défoliateurs :

Les noctuelles défoliatrices de la canne ("chenilles légionnaires") (Lepidoptera, Noctuidae) peuvent occasionnellement causer des problèmes. La quasi totalité de ces populations de noctuelles sont constituées de *Simplicia inflexis* Guénée et *Leucania pseudoloreyi* Rungs. Les espèces *Progonia oileusalis* Walker, *Spodoptera littoralis* Boisduval et *Agrotis ipsilon* Hufnagel sont moins fréquents (Etienne, 1975). Les dégâts sur les jeunes repousses de canne sont spectaculaires, mais localisés à des tâches. Cette relative innocuité serait due à des facteurs naturels dont le parasitisme par des entomophages ne serait actuellement qu'une faible composante (Vercambre, 1979).

Les criquets (Orthoptera, Acridae) dont le criquet nomade *Nomadacris septemfasciata* peuvent pulluler dans les Hauts de l'Ouest (région de St-Paul).

7.3. Les piqueurs-suceurs :

Les thrips (Thysanoptera, Thripidae), dont l'espèce la plus répandue est *Fulmekiola serrata* Kobus, provoquent une décoloration et un dessèchement des jeunes feuilles, souvent sans gravité pour la plante.

Les pucerons *Rhopalosiphum maidis* Fitch et *Melanaphis saccharii* sont les principaux pucerons rencontrés sur la canne à sucre. La première espèce en particulier peut être vectrice de diverses maladies virales, et fait l'objet d'une surveillance constante. La résistance variétale est sans doute la meilleure parade à ces insectes (Vercambre, 1993).

Parmi les Delphacides (Homoptera, Delphacidae) et les ciccadelles (Homoptera, Ciccadidae) *Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy peut transmettre la maladie de Fidji, une maladie virale très grave. A la Réunion, où la maladie est absente, les populations de cet insecte vecteur ne sont abondantes que dans la zone sèche et irriguée de Savanna, même si des entomophages connus comme efficace sont présents dans ces parcelles (Vercambre, 1993).

Les pullulations locales des cochenilles *Pulvinaria elungata* Newstead, *Saccharicoccus sacchari* Cockerell (Homoptera, Coccidae) et *Aulacarpis tegaleusis* Zehntner (Homoptera, Diaspididae) peuvent entraîner la mort des plants attaqués.

7.4. Les foreurs :

A la Réunion, à Maurice et à Madagascar, on rencontre trois espèces de lépidoptères foreurs appartenant à trois familles différentes :

Sesamia calamistris Hampson (Noctuidae), appelé localement le borer rose ou borer de souche, est une noctuelle commune dans toute l'Afrique et dans l'Océan Indien (Rao & Nagaraja, 1969). On la trouve sur beaucoup de graminées, surtout sur le maïs et les jeunes plantations de canne à sucre (Appert, 1971). A la Réunion, cette espèce ne pose plus de problèmes très importants depuis l'implantation de son parasite *Apanteles sesamiae* Cameron en 1957 (Etienne, 1972).

Tetramoera schistaceana Snellen (Oleuthreudidae), appelé le borer blanc, est présent à Madagascar, à Maurice et à la Réunion. Il est considéré comme un ravageur secondaire, car ses dégâts, parfois spectaculaires, sont sans conséquences sur le rendement des cultures de canne.

Chilo sacchariphagus (Bojer), appelé le foreur ponctué, cause des dégâts importants. Il a fait l'objet de nombreuses essais de luttés biologiques. La biologie de cet insecte est détaillée dans le chapitre suivant.

Chapitre V

Le foreur ponctué *Chilo sacchariphagus*

1. Systématique :

Ordre : Lepidoptera

Famille : Pyralidae

Genre : *Chilo*

Espèce : *sacchariphagus* (Bojer, 1856) (sous espèce : *sacchariphagus*)

Le foreur de la canne à sucre est appelé localement "borer ponctué" d'après son nom anglais "*Spotted Stem Borer*".

Des problèmes de taxonomie ont été la cause de nombreuses confusions dans le passé, dû à l'incertitude de l'origine du foreur ponctué introduit à l'île Maurice en 1850 lors d'échanges de boutures de canne. D'après Vinson (1941 et 1949), le foreur proviendrait de cannes importées de Java en 1850.

Bojer a décrit en 1856 le foreur sous le nom *Proceras sacchariphagus*. Bleszynski (1969) a établi la taxonomie de cette famille, et notamment les synonymes de cette espèce et les formes apparemment différentes qui existent dans diverses régions. Il existe trois sous-espèces, dont *C. sacchariphagus sacchariphagus* de Java. Les individus présents à la Réunion appartiennent à cette sous-espèce.

2. Répartition géographique :

Le genre *Chilo* regroupe 41 espèces de foreurs qui causent des dégâts sur la canne à sucre, le maïs, le riz et le sorgho, sur les continents africain et asiatique. Le genre *Chilo* est absent du continent américain, où est présent par le genre très voisin *Diatraea*. Douze espèces de *Chilo* sont observées sur la canne à sucre d'une façon permanente ou temporaire, certaines étant polyphages.

La distribution géographique de *C. sacchariphagus* comprend l'Asie du sud-est, de l'Inde à la Chine, et aussi les îles d'Indonésie, des Philippines et de Formose (figure 8). L'insecte est aussi présent dans les Iles Maurice et de la Réunion, à Madagascar (Bleszynski, 1969) et au Mozambique (Goebel & Conlong, 2001), mais la présence de l'insecte dans ces quatre régions est due à des introductions accidentelles par l'homme. Il fut signalé pour la première fois à la Réunion en 1855; une nouvelle introduction en 1862 aggrava le fléau.

3. Description :

L'adulte très allongé mesure 15 à 20 mm de long, et 30 mm d'envergure. Les ailes antérieures sont de couleur paille et possèdent deux petites tâches vers le milieu. Les ailes postérieures sont plus claires. Le mâle est beaucoup plus petit que la femelle, et ses ailes sont plus sombres (planche 1 – photos a et b).

4. Cycle de développement :

Le foreur ponctué est un insecte holométabole; son cycle biologique passe successivement par un œuf, plusieurs stades larvaires, une nymphe et un adulte. Comme chez tous les organismes poïkilothermes, la durée du cycle de développement est largement



Figure 8 – Répartition géographique du foreur ponctué *Chilo sacchariphagus*.

Planche 1

Les différents stades du foreur ponctué *C. sacchariphagus* (Bojer).



(a) Adulte femelle (×4).



(b) Adulte mâle (×3.5).



(c) Oöplaque sur feuille de canne (×5).



(d) Chrysalide à l'intérieur de la tige (×2.5).



(e) Larve âgée dans une tige de canne (×4).

Photos : CIRAD (a), R. Goebel (b, c, d, e).

Planche 2

Types de dégâts du foreur ponctué *C. sacchariphagus* (Bojer) sur la canne à sucre.



(a) Plants fortement attaqués.



(b) Signes extérieurs des attaques sur tige (variété R579) : entrées de galeries et déjections des chenilles.



(c) Perforations en pointillé typiques sur feuille de canne.



(d) Vue générale d'un champ attaqué.



(e) Altération des tissus de la moelle de la tige et infestation par des champignons.

Photos : R. Goebel (a, d, e), J. Rochat (b, c).

dépendante de la température. Le cycle total du foreur est de 74 jours à 25°C. On n'observe pas de diapause à la Réunion, donc quatre générations successives peuvent se développer sur un cycle de canne, sachant que la véritable période d'attaque du foreur commence à partir de trois mois de repousse des cannes.

4.1. L'œuf :

Les œufs sont aplatis et de forme elliptique de 1,6 mm de long et 0,8 mm de large. La ponte se fait sur deux rangées imbriquées sous forme d'ooplaques comprenant généralement entre 20 et 40 œufs (planche 1 – photo c). Les ooplaques sont pondues indifféremment sur les faces ventrales ou dorsales des feuilles de canne à sucre toujours dans le sens de la longueur. Cette ponte peut se faire en laboratoire sur toute sorte de matériaux, dont le papier. Les œufs sont pondus la nuit et ont un chorion épais et translucide recouvert d'une glu translucide qui les cimente entre eux et à la feuille. Leur couleur devient plus sombre au cours du développement embryonnaire. L'embryon, puis le corps de la chenille, orangé, est visible par transparence. L'éclosion se produit 10 jours après la ponte à 25°C (Goebel, 1999).

4.2. Les larves :

La larve néonate mesure un peu plus de un millimètre de long à l'éclosion. Elle est de couleur orange claire, et possède de longs soies noires et une capsule céphalique noire. La chenille atteint une longueur de 25 à 30 mm après cinq à six mues larvaires (planche 1 – photo e). A part une capsule foncée, son corps est blanc à beige avec des bandes longitudinales mauves plus ou moins foncées auxquelles se superposent des rangées de tâches noires, d'où l'appellation "foreur ponctué".

La larve néonate est très mobile et s'alimente du parenchyme de la feuille. Elle pénètre ensuite dans la nervure médiane, ou dans le fuseau du bourgeon apical. L'attaque devient visible par la présence de séries transversales de trous dans les feuilles lorsque celles-ci se déroulent (planche 2 – photo c). Les premiers stades ont lieu dans ce fuseau foliaire. Puis, la chenille gagne les entre-nœuds encore tendres par le sommet ou le côté de la tige. La présence de la chenille dans cette zone en pleine croissance peut causer la mort de la tige. Dans les stades larvaires suivants, la chenille pénètre dans les entre-nœuds de la tige. On repère la présence de larves dans une tige par les déjections rejetées au niveau des trous (planche 2 – photo b).

La durée du développement larvaire est de 45 jours à 25°C (Goebel, 1999).

4.3. La nymphe :

Il s'agit d'une chrysalide, nymphe typique des lépidoptères. De couleur brun clair après la mue nymphale, elle s'assombrit ensuite (planche 1 – photo d). Elle mesure environ 15 mm de long et 3 mm de diamètre.

La nymphose a lieu dans une loge nymphale constituée de fils de soie et de débris végétaux dans la galerie de l'entre-nœud ou entre la tige et la gaine foliaire.

Le durée du stade nymphal est de 14 jours à 25°C (Goebel, 1999).

5. Plantes hôtes :

Des études sur *C. sacchariphagus* à l'île Maurice ont montré que le foreur ponctué était très spécifique à la canne à sucre (Williams, 1983). Même si on peut observer sa présence sur d'autres plantes, il est peu probable qu'un développement complet s'effectue sur

ces végétaux. Le mécanisme de cette spécificité est peu connu. La discrimination et la sélection se font surtout au niveau de l'adulte qui ne doit pondre que sur les plantes appropriées.

6. Les dégâts et les pertes dus au foreur ponctué :

6.1. Nature des dégâts :

Williams (1983) étudie les composantes des pertes dues au foreur ponctué :

Au moment du tallage, les deux autres foreurs *S. calamistis* et *T. schistaceana* sont plus à incriminer. Si l'infestation est importante, on observe une diminution de la densité des plants.

Les dégâts sur canne mature (planche 2 – photos a et d) sont plus importants à cause de l'affinité du foreur ponctué pour la canne en pleine croissance. Il ne suffit pas de compter le nombre de trous observés pour évaluer l'intensité de l'attaque. Il faut fendre la tige pour déterminer la taille de la galerie. Ce dégât physique peut avoir plusieurs résultats sur la canne :

- une croissance réduite,
- un développement de tiges secondaires à partir de bourgeons situés sous la zone attaquée,
- une constriction de la tige au niveau de l'attaque,
- des entre-nœuds plus courts au-dessus du point d'attaque,
- parfois un avortement du bourgeon terminal, qui peut mener à la mort de la tige entière.

La proportion jus / fibres diminue à cause des entre-nœuds raccourcis et la dessiccation des zones infestés. De plus, des organismes secondaires (bactéries, champignons, levures), qui se développent dans les lésions des tiges (planche 2 – photo e), peuvent augmenter les pertes en saccharose. Cette diminution de la teneur en saccharose réduit la qualité de la canne (Metcalf, 1969).

Les dégâts sont estimés par le pourcentage de tiges et d'entre-nœuds attaqués lors de la récolte. Cette technique rapide maintenant répandue est reconnue et utilisée dans de nombreux pays producteurs de sucre (Williams, 1983).

6.2. Estimation des pertes :

D'après Metcalf (1969), l'estimation des pertes de rendement de la canne à sucre peut se faire de deux manières. La première est la comparaison de tiges de cannes attaquées et de tiges non attaquées prélevées dans le même champ. La deuxième est la comparaison des productions de sucre dans des tiges de canne attaquées et non attaquées prélevées dans différents champs ou d'années différentes. Cependant, la production de sucre étant dépendant de beaucoup de facteurs, il est difficile d'estimer la part des pertes réellement imputable au foreur.

A la Réunion, de 1995 à 1998, des expérimentations ont été réalisées pour évaluer les pertes de productivité de la canne à sucre dues à *C. sacchariphagus*. Dans deux sites, à Sainte-Marie (Beaufonds) et Saint-Paul (Savanna), des pertes significatives de 40 t/ha sur la variété R579 ont été mesurées, mais aucune perte de qualité n'a pu être détectée (teneur en sucre, pureté, richesse des cannes). La perte de rendement reste le seul critère de jugement de l'incidence économique, dans la mesure où l'on paie aux agriculteurs la production par tonne de canne brute (Goebel, 1999; Goebel *et al.*, 1999b).

7. Régulation naturelle des populations de foreurs :

7.1. Facteurs abiotiques :

La diversité des milieux à la Réunion se traduit par une grande diversité des facteurs abiotiques, notamment de la pluviométrie et de la température. L'impact de ces facteurs sur la répartition des infestations a été souligné (Vercambre, 1983).

Les infestations sont plus importantes dans les zones sèches (700 mm/an) et semi-humides (1000 à 2000 mm/an). Par contre, une pluviométrie importante (3000 à 5000 mm/an) semble freiner les infestations, en provoquant une mortalité importante des jeunes larves. Le vent ne semble pas gêner le développement du foreur, car les attaques sévissent le plus souvent dans les zones au vent. Le facteur température semble être limitant, car les attaques sur canne d'altitude restent généralement faibles. Ceci doit être mis en relation avec le seuil thermique inférieur de développement du foreur estimé à 13°C (Goebel, 1999). L'humidité n'est pas un facteur limitant à la Réunion, où l'influence maritime maintient une humidité quasi permanente.

7.2. Facteurs biotiques :

7.2.1. Prédateurs :

A l'île de la Réunion et Maurice, peu d'études précises ont été effectuées sur les prédateurs de *C. sacchariphagus*. Goebel *et al.* (1999a) ont mis en évidence à la Réunion l'importance de la prédation (jusqu'à 80 %) sur les œufs de *C. sacchariphagus*, et le rôle prédominant joué par la fourmi *Pheidole megacephala* Fabricius. Cette prédation reste néanmoins faible sur des cannes d'âge inférieur à 3-4 mois. La lutte contre le foreur ponctué doit intégrer la composante "prédation" et le brûlage des cannes doit immédiatement cesser pour ne pas détruire cette entomofaune prédatrice.

Aux Etats-Unis, l'importance de la prédation sur le foreur *Diatraea saccharalis* Fabricius a amené les américains à considérer la prédation comme un élément de contrôle aussi important que la résistance variétale (Ali & Reagan, 1985).

7.2.2. Parasitoïdes :

Les parasitoïdes des foreurs des graminées ont fait l'objet de nombreuses études sur leur utilisation de lutte biologique (Metcalf & Brenière, 1969; Appert, 1971; Carnegie *et al.*, 1985; Basso & Morey, 1990).

Les parasitoïdes les plus importants du genre *Chilo* et *Diatraea* appartiennent à deux ordres :

- Les Diptères Tachinidae, parasites larvaires (*Diatraeophaga striatalis* Fabricius, *Lixophaga diatraeae* Townsend), ou larvo-nympheaux.
- Les Hyménoptères appartenant à quatre familles (planche 3) :
 - les Trichogrammatidae (*Trichogramma* sp.), parasites oophages;
 - les Braconidae (*Cotesia flavipes* Cameron), parasites larvaires;
 - les Eulophidae (*Tetrastichus* sp., *Trichospilus* sp., *Pediobius* sp.) et les Ichneumonidae (*Xanthopimpla* sp.) qui parasitent les nymphes.

La majorité de ces organismes ont fait l'objet d'introductions pour lutter contre le foreur ponctué à Madagascar, à la Réunion et à Maurice. Il n'y aurait aucun parasitoïde indigène attaquant *C. sacchariphagus*. Le seul doute concerne *T. chilonis*, dont l'introduction possible à la Réunion n'a pas été volontaire. Entre 1953 et 1976, 14 espèces de parasitoïdes ont été introduits pour lutter contre *C. sacchariphagus* (tableau 4).

8. Contrôle des populations du foreur ponctué :

8.1. Pratiques culturales :

Certaines pratiques culturales peuvent limiter les populations de foreur et minimiser les dégâts, souvent à moindre coût.

La canne à sucre n'offre pas de rupture de son cycle, car elle repousse aussitôt après la coupe. De plus, à la Réunion, la coupe est étalée sur cinq mois et des replantations sont effectuées tout au long de l'année. Le ravageur ayant une relation très étroite avec son hôte, dispose de cannes à tous les stades de croissance, ce qui contribue aux flux de populations dans l'espace.

L'utilisation de boutures saines est nécessaire pour assurer une bonne levée et une production adéquate. Ceci est d'autant plus important que l'agriculteur utilise des repousses successives de la même canne (Charpentier & Mathes, 1969). L'absence de trous de foreurs et l'utilisation de bains de thermothérapie pour les cannes infestées permettent une culture saine.

Le brûlage des champs de canne avant la récolte a souvent été remis en cause, car il a un effet néfaste sur l'entomofaune utile et peu d'effets sur les foreurs présents dans la tige. Selon les auteurs, les avis divergent concernant l'effet du brûlage sur les populations de foreurs et de parasitoïdes (Charpentier & Mathes, 1969). Tous les champs n'étant pas brûlés en même temps, un champ voisin non brûlé peut réinfester un champ brûlé. De plus, une destruction de tous les ennemis naturels du foreur conduit à une augmentation des populations de *C. sacchariphagus* (Goebel, 1999).

8.2. Variétés de cannes résistantes :

La résistance variétale de la canne aux foreurs a été souvent mise en évidence par divers travaux de recherche (Ali & Reagan, 1985; Goebel *et al.*, 2000; Vercambre *et al.*, 2001), mais elle est encore peu exploitée.

Pendant les années 60, la sensibilité des variétés M134-32 et S17 a été mise en évidence. Dans les années 80, la variété R570, qui a représenté jusqu'à 80 % des replantations, a été un des facteurs essentiels de la réduction des attaques du foreur, car cette variété semble être résistante aux attaques du foreur (Vercambre, 1983; Vercambre, données non publiées). Depuis 1994, on observe une augmentation des infestations des nouvelles variétés sensibles, dont la R579, très populaire chez les planteurs.

Ces deux dernières variétés sont beaucoup étudiées, car la R570 serait utile comme outil de lutte à cause de sa résistance variétale, et la R579 serait responsable des grandes niveaux d'infestation actuels. Vercambre *et al.* (1997) ont étudié la variété R570 et ont démontré sa capacité importante de résistance. Des études comparatives de ces deux variétés ont confirmé la résistance de la variété R579 par rapport à la variété R570 (Goebel *et al.*, 2000; Vercambre, comm. pers.).

Planche 3

Les Hyménoptères parasitoïdes du foreur ponctué à la Réunion.



(a) Adulte femelle de *Trichogramma chilonis* parasitant une ooplaque de *Chilo sacchariphagus* sur une feuille ($\times 600$).



(b) Ooplaque de *C. sacchariphagus* présentant des œufs parasités par des trichogrammes ($\times 4$).



(c) Chenille parasitée par *Cotesia flavipes* ($\times 4$).



(d) Adulte de *C. flavipes* ($\times 20$).



(e) *Tetrastichus* sp. sur une chrysalide ($\times 10$).



(f) *Xanthopimpla stemmator* en position de ponte sur une chrysalide ($\times 2$).

Photos : A. Franck (a), R. Goebel (c, d, e, f), J. Rochat (b).

Espèces	Famille	Origine/Année d'introduction	Présence
<i>Xanthopimpla citrina</i>	Ichneumonidae	Maurice/1953 (Greathead, 1971)	-
<i>Cotesia sesamiae</i>	Braconidae	Maurice/1957 (Goebel, 1999)	+
<i>Xanthopimpla stemmator</i>	Ichneumonidae	Maurice/1958 (Appert, 1971)	+ Cs
<i>Stenobracon deesae</i>	Braconidae	IRAT-Madagascar/1965 (Etienne & Fournier, 1977)	-
<i>Diatraeophaga striatalis</i>	Tachinidae	IRAT-Madagascar/1966-1969 (Brenière <i>et al.</i> , 1966 ; Etienne, 1966 ; 1973)	-
<i>Lixophaga diatraeae</i>	Tachinidae	IRAT-Amérique du sud/1968-1969 (Etienne, 1973b)	-
<i>Pediobius furvus</i>	Eulophidae	Madagascar/1970 (Appert, 1971)	-
<i>Trichospilus diatraea</i>	Eulophidae	1971 (Etienne, 1971)	+
<i>Tetrastichus howardii</i>	Eulophidae	C.I.B.C.-Inde/1972 (Etienne, 1972)	+ Cs
<i>Itoplectus narangae</i>	Ichneumonidae	IRAT-Madagascar/1972 (Etienne, 1972)	-
<i>Cotesia flavipes</i> ¹	Braconidae	C.I.B.C. Inde/1972 (Etienne, 1972)	+ Cs
<i>Lydella thompsoni</i> ²	Tachinidae		-
<i>Habrabracon juglandis</i>	Braconidae	Antibes/1973 (Etienne, 1973a)	-
<i>Goniozus procerae</i> ³	Bethylidae	Sénégal/1973 (Etienne, 1973a)	-
<i>Bracon chinensis</i>	Braconidae	C.I.B.C. Inde/1974 (Etienne, 1974)	-
<i>Metagonistylum mineuse</i>	Tachinidae	?	-
<i>Trichogramma chilonis</i>	Trichogrammatidae	?	+ Cs

¹ En 1973, le service central d'entomologie l'identifie d'abord comme appartenant à l'espèce *Apanteles flavipes*.

² Des difficultés lors de l'élevage de l'insecte n'ont pas permis d'expérimentation sur *C. sacchariphagus*.

³ Aucune des trois espèces de lépidoptères utilisées n'a permis l'élevage de *G. procerae*.

Tableau 4 – Les espèces introduites à la Réunion pour lutter contre *C. sacchariphagus* (Cs) et d'autres foreurs.

8.3. Utilisation d'insecticides :

Des insecticides sont utilisés pour lutter contre certains foreurs de la canne à sucre, surtout aux Etats-Unis contre *D. saccharalis*. Cependant, les insecticides sont utilisés d'une façon très limitée et seulement sur des cannes jeunes. Des traitements de boutures trempées dans un insecticide se sont révélés efficaces.

Divers facteurs limitent l'utilisation d'insecticide (Long, 1969). Le foreur n'est exposé que pendant la vie adulte, entre l'éclosion et l'entrée dans les tissus de la canne. Il n'y aurait pas de générations distinctes permettant des applications d'insecticides synchronisées. Le degré d'attaque varie selon les parcelles, et est souvent imprévisible. Plusieurs applications sont nécessaires pendant la période de croissance de la canne. Les insecticides sont difficiles et onéreux d'application sur des cannes de croissance avancée. De plus, ils ont des effets néfastes sur l'entomofaune utile qui sert au contrôle des divers ravageurs dont le foreur ponctué.

A la Réunion, l'utilisation d'insecticides chimiques n'a jamais été envisagée sérieusement, ni même expérimentée.

8.4. Bilan de la lutte biologique à la Réunion :

Du fait des problèmes liés à l'utilisation de la lutte chimique, beaucoup de pays producteurs de sucre se sont tournés vers la lutte biologique.

Les opérations de lutte biologique contre *C. sacchariphagus* ont eu lieu à la Réunion entre 1953 et 1976 (tableau 4); 14 espèces de parasitoïdes ont été introduits pendant cette période, mais quatre seulement se sont acclimatés, sans réel contrôle du ravageur. L'opération la plus importante a eu lieu en 1965 avec l'introduction, la multiplication et les lâchers de plusieurs millions de mouches tachinaires *D. strialis* et *L. diatraea*. Malgré des succès au laboratoire, ces deux insectes ne se sont pas implantés. La saison fraîche et sèche marquée pourrait être la cause de cet échec à la Réunion (Etienne, 1972), ou bien des problèmes de recherche-détection des hôtes par les tachinaires ont empêché leur implantation. Les expérimentations en lutte biologique ont alors cessé. L'utilisation de parasitoïdes locaux pour renforcer les populations existantes a été très peu étudiée. Les trichogrammes notamment n'ont jamais été étudiés comme à Madagascar dans les années 60 (Brénière, 1965).

Quatre espèces de parasitoïdes ont réussi à s'acclimater, et on les trouve dans les exploitations cannières actuelles, ainsi que *Trichogramma chilonis* (Goebel, 1995). Sur la canne à sucre, des essais concluants de lâchers inondatifs de différentes espèces de trichogrammes ont été effectués en Inde afin de contrôler les populations de *C. sacchariphagus* (Sithanathan *et al.*, 1982). De nombreuses études démontrent l'importance de l'utilisation des trichogrammes dans les programmes de lutte contre les foreurs de la canne à sucre (Brénière, 1965; Metcalfe & Brénière, 1969; Tseng, 1975; Alba & Estioko, 1980; Amaya Navarro, 1982; Basso & Morey, 1991; El-Heneidy *et al.*, 1995; Pham Binh Quyen *et al.*, 1995). Ces parasitoïdes, qui sont utilisés aussi en Europe pour lutter contre la pyrale du maïs, ont fait preuve de leur efficacité dans d'autres programmes de lutte biologique. L'étude des trichogrammes à la Réunion pour lutter contre le foreur ponctué peut donc être envisagée avec un certain optimisme.

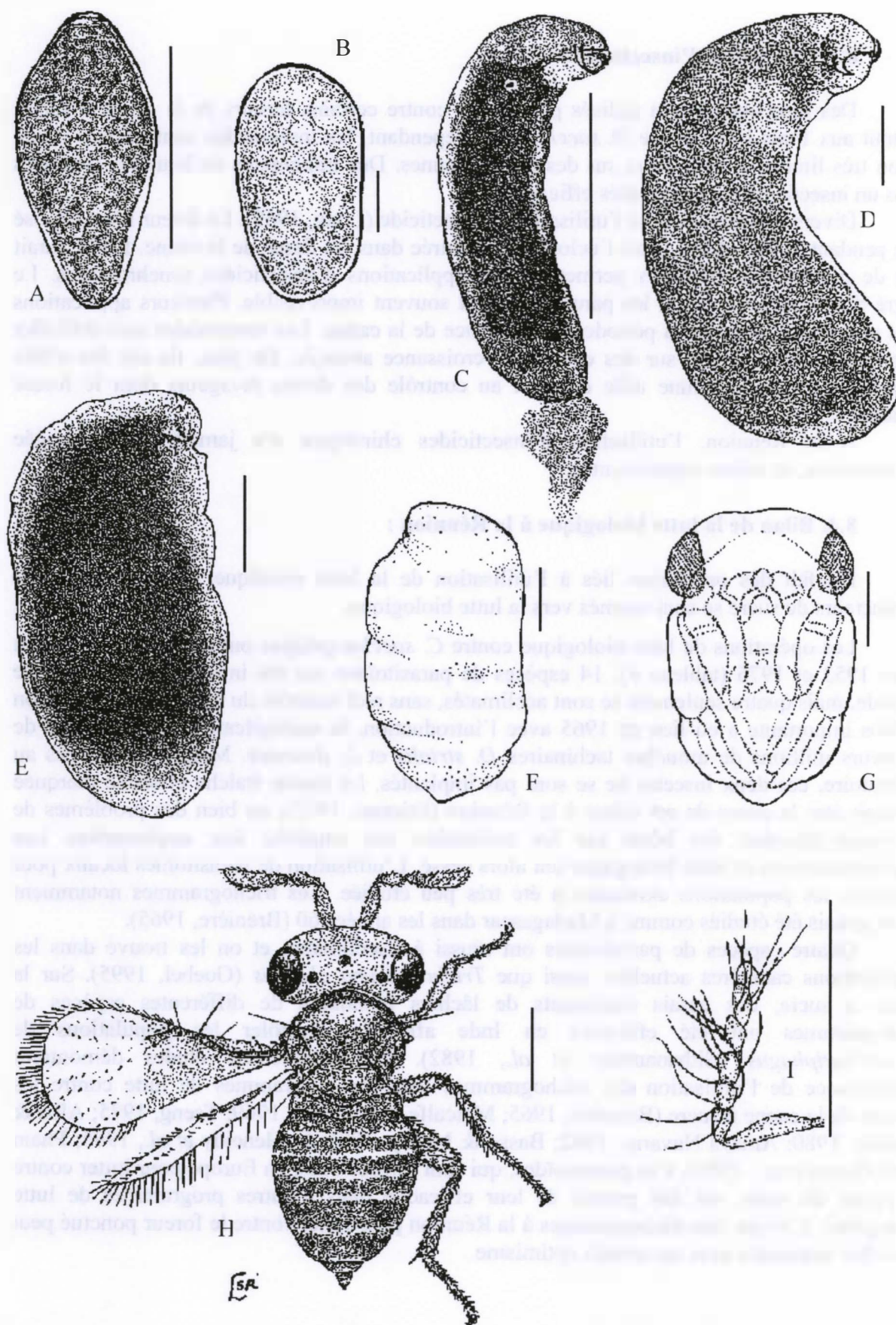


Figure 9 – Morphologie des différents stades de développement des trichogrammes (Manjunath, 1972). A, œuf fraîchement pondue ; B, œuf âgé de 24h ; C, D, E, premier, deuxième et troisième stade larvaire ; F, pré-nymph ; G, nymph ; H, adulte femelle ; I, antenne d'un mâle. Le trait à côté de chaque dessin représente 0.1mm.

Chapitre VI

Les trichogrammes

1. Définition d'un parasitoïde :

Le terme parasitoïde a été introduit en 1913 par Reuter pour définir la relation parasitaire chez les Hyménoptères entomophages (Reuter, 1913 *in* Vinson, 1976). Chez ces insectes, (1) le développement d'un individu conduit nécessairement à la mort de son hôte; (2) la taille des parasites est relativement importante par rapport à celle de l'hôte; (3) ces insectes ne sont parasites qu'à l'état larvaire et possèdent des formes adultes libres; (4) l'hôte appartient à la même classe taxonomique que les parasites (insectes); (5) l'action du parasite sur les effectifs des populations d'hôtes se rapproche plus de celle d'un prédateur que celle d'un parasite vrai.

Cette définition, tout comme celles de Waage & Greathead (1986) et de Godfray (1994), mentionne spécifiquement que les parasitoïdes sont des insectes. Cela exclut certains groupes qui présentent les caractéristiques normalement attribuées à des parasitoïdes. Eggleton & Gaston (1990, *in* Boivin, 1996) élargissent cette définition aux organismes non-arthropodiens.

On trouve ce mode de vie surtout dans les ordres des Hyménoptères et des Diptères, ce qui représentent plus de 250 000 espèces. Le cycle de vie d'un parasitoïde peut être divisé en quatre étapes – œuf, larve, nymphe et adulte. Ces insectes appartiennent donc aux holométaboles. On classe les parasitoïdes selon le stade de l'hôte parasité : oophage, larvaire, nymphal, *etc.*

2. Identité des Trichogrammes :

Les trichogrammes sont des micro-Hyménoptères Chalcidiens de la famille des *Trichogrammatidae*. D'après Pinto & Stouthamer (1994), 152 espèces sont aujourd'hui connues. La systématique du genre *Trichogramma* soulève encore beaucoup de difficultés. L'étude morphologique permet le plus souvent la séparation d'espèces, sauf pour certains cas litigieux (Russo & Voegelé, 1981; Voegelé & Pintureau, 1982). Une révision complète du genre a été possible en étudiant la biologie des trichogrammes. La descendance d'échantillons collectés au champ est étudiée sur plusieurs hôtes dans des conditions définies d'élevage, afin de déterminer la fécondité, les caractéristiques de l'oviposition, la vitesse de développement à température constante, les préférences de la femelle pour l'hôte et l'habitat.

Une étude de la systématique du genre *Trichogramma* (Nagarkatti & Nagaraja, 1977) montre l'utilité des pièces génitales mâles dans la classification des espèces de trichogrammes. Neuf groupes ont ainsi été définis, dont le groupe *Australicum*, d'origine asiatique, auquel appartient *Trichogramma australicum* Girault, qui semble être identique à l'espèce utilisée dans cette étude *Trichogramma chilonis*.

Des techniques moléculaires peuvent aussi servir à différencier des espèces connues, comme la comparaison d'isoenzymes (Pintureau & Babault, 1982), de RFLP, de RAPD, (Vanlerberghe-Masutti, 1994), et plus récemment les microsatellites (Landais *et al.*, 2000).

Puisque les trichogrammes sont de tailles assez réduites pour être transportés par le vent et qu'ils ont aussi souvent été transportés de façon intentionnelle d'un pays à un autre, il est difficile de déterminer leurs limites naturelles de distribution (Nagarkatti & Nagaraja,

1977). Le nombre d'espèces connues et nommées se partagent six régions biogéographiques : Paléartique (50), Orientale (35), Néartique (28), Néotropicale (24), Afrotropicale (8) et Australienne (7) (Pinto & Stouthamer, 1994).

3. Description :

Une description générale de l'adulte est donnée dans la thèse de Rossi (1993).

L'adulte (figure 9h) possède des ailes antérieures dont la surface est ornée de soies minuscules, disposées en lignes rayonnantes, d'où le nom de Trichogramme (du grec tricho = soies et gramme = en ligne). Ces ailes ont une bordure frangée très développée sur les ailes postérieures et des nervures costales et stigmates très courtes.

Les pattes sont pourvues de tarsi trimères.

La tête possède des yeux globuleux et rouges. Le dimorphisme sexuel est visible par la présence de longs poils sur le flagelle antennaire du mâle, tandis que l'extrémité de l'antenne femelle est renflée en massue et présente de soies courtes. Les soies caractéristiques de l'antenne mâle sont utilisées en taxonomie (figure 9i).

Leur taille, inférieure à un millimètre, est fonction de la nature et du volume des œufs-hôtes et de l'intensité du grégarisme et/ou du superparasitisme. La coloration varie selon l'espèce et les conditions du milieu. *T. chilonis* est jaune avec l'abdomen plus ou moins foncé.

4. Développement :

Ce sont des parasitoïdes oophages. Le développement de tous les Trichogrammes est similaire (figure 9). La femelle adulte insère un ou plusieurs œufs (0.1 mm de long) dans l'œuf de l'insecte-hôte.

4.1. L'œuf :

Dans l'ovaire, l'ovocyte est transparent, sans vitellus avec un cytoplasme homogène. L'œuf mature est allongé, entouré de deux enveloppes : une externe, le chorion, et une interne, la membrane vitelline, très fine, élastique et sans structure visible.

L'œuf est fusiforme juste après la ponte (figure 9a), avec une légère protubérance au quart antérieure. La maturation de l'œuf se poursuit en augmentant de taille et en perdant son chorion (figure 9b). C'est le "free-living-embryo". Seule la trophoséreuse entoure l'embryon. Celle-ci se rompt et libère le premier stade larvaire quand l'accroissement maximal est atteint (figure 9c) (Volkoff *et al.*, 1995).

4.2. La larve :

La jeune larve est réduite à un sac digestif portant deux crochets mandibulaires autour de la bouche. Elle se nourrit de la masse vitelline de l'hôte avec des mandibules arquées, acérées et transparentes. La larve vermiforme devient piriforme. Le tube digestif occupe quasiment tout le volume de la larve. Les mandibules s'épaississent. Des ébauches oculaires sont visibles. Selon la majorité des auteurs, trois stades larvaires se succèdent (figures 9c, d et e). Ce chiffre varie selon les auteurs, certains décrivant un seul stade larvaire (Volkoff *et al.*, 1995), d'autre trois (Metcalf & Brenière, 1969) ou quatre (Pak & Oatman, 1982). Ce stade aboutit à la métamorphose quand le vitellus de la larve hôte est épuisé (figure 9f).

4.3. La nymphe :

C'est une nymphe nue, immobile, avec les appendices céphaliques et thoraciques et des ébauches alaires bien visibles (figure 9g). Les yeux se pigmentent en rouge, les ocelles apparaissent, les mandibules se sclérifient, tout comme l'ensemble du corps. Les soies apparaissent. La nymphose est marquée par le noircissement des œufs hôtes (planche 3 – photo b).

4.4. L'adulte :

L'imago (planche 3 – photo a; figure 9h et i) mène une vie libre, se nourrit de matières sucrées (miellat) et de substances protéiques (pollen des fleurs, œufs-hôtes). La femelle cherche des œufs-hôtes pour y déposer sa ponte. L'accouplement est facultatif (cf. ci-dessous).

5. Les modes de reproduction :

Les trichogrammes, comme tous les Hyménoptères, se reproduisent selon trois modalités.

La règle est la parthénogenèse arrhénotoque : les œufs fécondés donnent naissance à des femelles diploïdes; les œufs non fécondés donnent naissance à des mâles, qui sont haploïdes. Les femelles sont dites biparentales et les mâles uniparentaux, n'ayant que la moitié seulement du génotype de la mère.

Parfois, notamment sous l'influence de micro-organismes symbiotes (genre *Wolbachia*), la parthénogenèse est thélytoque : tous les individus sont issus d'œufs non fécondés qui donnent naissance à des femelles diploïdes (individus uniparentaux). Il n'y donc pas de mâles, la parthénogenèse est obligatoire. Des mécanismes cytogénétiques rétablissent la diploïdisation. Ces mécanismes sont encore inconnus chez les trichogrammes. Sous certaines conditions (température élevée), la parthénogenèse arrhénotoque peut réapparaître.

Plus rarement, les œufs non fécondés peuvent se développer aussi bien en mâles qu'en femelles (individus uniparentaux). On parle de parthénogenèse deutérotoque. La proportion de mâles dans la population varie souvent avec la température.

L'espèce utilisée *T. chilonis* dans cette étude est caractérisée par une reproduction arrhénotoque, bien que des souches thélytoques soient connues.

6. Comportement des parasitoïdes – Oviposition :

Les hôtes sont localisés par la femelle adulte. Les parasitoïdes du genre *Trichogramma* ont des ovipositeurs très spécialisés qui sont utilisés pour examiner les œufs et pour piquer l'œuf hôte. Ces parasitoïdes se développent à l'intérieur du corps de l'hôte : ce sont des endoparasitoïdes. Les parasitoïdes qui se développent seuls dans un hôte sont appelés parasitoïdes solitaires, et s'opposent aux parasitoïdes grégaires. Si plus d'œufs que la normale sont déposés dans un même hôte, on parle de superparasitisme.

Les insectes parasitoïdes prennent quatre types de décision lors de l'oviposition :

6.1. Les décisions concernant l'hôte, son habitat et la manière de les chercher :

Les trichogrammes ont des préférences différentes vis-à-vis de l'habitat de leur hôte (champ, bois, marais...). Des facteurs très variés jouent un rôle, comme la température,

l'humidité et la lumière, qui limitent la distribution de ces parasitoïdes. A une certaine distance, d'autres facteurs sont à prendre en compte, comme les informations visuelles ou auditives, d'autres formes d'informations électromagnétiques et des molécules volatiles.

Les stimuli chimiques produits par la plante (synomones) induisent des réponses comportementales chez les trichogrammes femelles (Nordlund, 1994). A cause de leur taille réduite, ces insectes n'ont cependant pas un vol très efficace, et les mouvements sur de longues distances se font probablement par le vent. Le vol orienté vers une source de stimulus est improbable. Une possibilité est que les trichogrammes se laissent tomber quand un stimulus approprié est détecté.

Ces insectes peuvent répondre à des composants de la phéromone sexuelle des papillons femelles (kairomones), ou encore des hydrocarbures contenus dans les écailles qui entourent la ponte de l'hôte. Des études tentent d'isoler les molécules responsables de ce phénomène et de les utiliser en lutte biologique (Wang Jinju & Liangbing Zong, 1991; Padmavathi & Paul, 1998) pour attirer les Trichogrammes vers des habitats ayant de fortes probabilités de contenir des œufs hôtes (Smits, 1982).

Si le vol est peu efficace, la marche constitue chez les trichogrammes la principale mode de locomotion pour la dernière étape de la localisation de l'hôte (Wajnberg, 1994). Selon la structure de la plante où l'œuf hôte a été pondu et aussi l'âge de la plante, les trichogrammes sont plus ou moins attirés par la ponte (Romeis *et al.*, 1998).

6.2. Les décisions pour choisir l'hôte à attaquer, ce qui inclut les problèmes de superparasitisme :

On peut distinguer deux types de comportement (Godfray, 1994) :

- L'examen externe de l'hôte : Avec leurs antennes, les trichogrammes examinent la surface de l'hôte. Si l'œuf est accepté, la femelle tente de percer le chorion avec son ovipositeur. La caractéristique la plus importante à ce niveau est la taille de l'œuf, mais beaucoup d'informations chimiques sont perçues par les antennes et les tarses. Les mêmes molécules utilisées pour la localisation de l'hôte sont impliquées ici, ainsi que des molécules non volatiles situées sur la surface de l'hôte.

- L'examen interne de l'hôte : Les parasitoïdes insèrent fréquemment leur ovipositeur couvert de sensilles dans un œuf sans pour autant y pondre. L'insecte est capable de rejeter l'hôte. Ce rejet de l'hôte est basé sur l'évaluation de la qualité chimique de l'œuf hôte.

6.3. Les décisions pour définir la quantité d'œufs à déposer dans chaque hôte :

Le choix de la taille de la ponte est faite pendant les examens externe et interne de l'œuf hôte. Les pontes sont réduites quand l'attaque se fait sur des amas d'œufs hôtes plutôt que sur un œuf hôte isolé. Cela peut être dû à une corrélation positive entre la surface de l'œuf hôte exposée et la quantité d'œufs pondus par le trichogramme (Godfray, 1994). Un autre facteur est la fréquence de rencontre des œufs hôtes. Si un trichogramme rencontre un autre œuf hôte juste après avoir pondu, il est évident que sa ponte sera diminuée.

Même si le trichogramme trouve un hôte adéquat, celui-ci peut être rejeté s'il est déjà parasité. Cela permet d'éviter le superparasitisme. Après l'oviposition, la femelle dépose un indicateur chimique qui signale à toute autre femelle de la même espèce ou d'autres espèces que l'œuf est déjà parasité. Il existe aussi une autre trace interne laissée par la femelle. De plus, le développement d'un parasitoïde à l'intérieur de l'œuf hôte provoque des changements physiologiques qui sont perçus par toute autre femelle cherchant à y pondre. Ces phénomènes représentent un certain coût métabolique pour la femelle, mais sont nécessaires pour

augmenter l'efficacité de la population de parasitoïdes en équilibrant l'attaque et en évitant à une femelle de parasiter un œuf déjà parasité.

6.4. Les décisions pour la sex-ratio à produire :

Pour qu'une femelle prenne des décisions adaptatives concernant la sex-ratio, elle doit pouvoir mesurer la taille de l'hôte. En plus de cela, elle doit évaluer la distribution de la taille des hôtes afin d'ajuster la sex-ratio à cette distribution.

Charnov & Skinner (1982) proposent la théorie selon laquelle les parasitoïdes pondent des œufs mâles dans les œufs-hôtes petits et des femelles dans les grands. Les ressources disponibles pour le développement de la larve du parasitoïde sont contenues dans l'hôte, donc varient avec la taille. Les femelles seraient plus avantagées par un développement dans des œufs de grande taille que les mâles. Or, la taille des adultes est souvent corrélée à la taille de l'hôte qui les ont hébergés. La fécondité et la *fitness* sont souvent corrélées à la taille des adultes. Les insectes mâles pourraient aussi bénéficier d'une taille plus grande, mais leur taille réduite leur poserait moins de problème lors de l'accouplement que pour les femelles lors de l'oviposition. En plus, il semblerait que les femelles subissent une mortalité plus importante dans des œufs de petite taille que les mâles.

Beaucoup de parasitoïdes comme les trichogrammes atteignent des sex-ratios précises en pondant des œufs mâles et femelles dans une séquence définie (Wajnberg, 1993). Le premier œuf pondu est presque toujours femelle, et le deuxième mâle. Après avoir produit un mâle, une suite de femelles est produite, avec un mâle tous les huit œufs environ. Les trichogrammes peuvent parasiter soit des œufs isolés, soit des œufs groupés.

7. Les facteurs physiques importants :

7.1. La température :

De nombreuses études ont démontrées les effets de la température sur la longévité, la fécondité, la sex-ratio, le nombre d'œufs parasités par groupe d'œufs, le nombre de parasitoïdes par œuf parasité.

Comme chez tous les poïkilothermes, il existe une relation inverse entre la température et la durée de développement (Cabello et Vargas, 1986). La fécondité diminue à température élevée, ce qui est peut-être due à une longévité réduite ou à une absence de maturation des ovocytes. Chez certaines espèces, comme *Trichogramma cordubensis* Vargas & Cabello, le sexe de la progéniture est influencé par la température, car cette espèce est thélytoque en dessous de 29°C et arrhénotoque au-dessus.

Selon l'espèce de Trichogramme, les besoins de l'insecte en température varient (Parra *et al.*, 1990). Cela concerne les vitesses de développement et les taux d'émergence, qui sont facilement mesurables. Il existe un optimum thermique, situé entre deux seuils au-delà desquels le développement n'a pas lieu.

Chez *Trichogramma evanescens* Westwood et *Trichogramma minutum* Riley, la vitesse de déplacement des adultes augmente lorsque la température passe de 20 à 30°C (Boldt, 1974), ce qui augmente le taux de parasitisme.

Si l'élevage des trichogrammes peut se faire à température constante, celle-ci fluctue au champ au cours de la journée et de l'année. L'utilisation de Trichogrammes en lutte biologique nécessite de connaître le comportement de l'insecte sous ces conditions. Ainsi, la capacité de *Trichogramma galloi* Zucchi à parasiter des œufs de *D. saccharalis* est plus élevée à des températures alternées qu'aux températures constantes correspondantes (Cònsoli

& Parra, 1995). A la Réunion, les amplitudes thermiques journalière et saisonnière étant faibles, les expériences seront réalisées à température constante.

Beaucoup d'études ont été effectuées sur des espèces de zones tempérées, mais peu concernent des espèces tropicales. Nagarkatti (1979) a étudié plusieurs souches de *T. chilonis*, l'espèce utilisée dans cette étude, et a mesuré la tolérance de ces souches à des températures non-optimales. Une grande variabilité entre les souches a été observée, d'où l'importance de tester des souches d'origines différentes afin de choisir celle qui est la mieux adaptée aux conditions du milieu.

7.2. Humidité :

C'est un facteur important qui a un effet sur le développement du trichogramme. Le temps de développement de *Trichogramma pretiosum* Riley a une relation inverse avec l'humidité relative, sauf pour l'étape œuf qui est partiellement protégé par le chorion de l'œuf hôte (Calvin *et al.*, 1984). La longévité augmente quand l'humidité diminue, dû probablement à une activité réduite du trichogramme, afin de gérer le peu d'eau disponible. Pour toutes nos expériences, les tubes seront placés dans les boîtes à sel (sel de cuisine, NaCl), ce qui permet de maintenir l'humidité à 70 % (Zaslavskiy & Kvi, 1982).

7.3. La photopériode :

L'activité des trichogrammes est nulle la nuit, et atteint un maximum le matin et/ou le soir suivant l'espèce (Pompanon & Fouillet, 1995). La photophase doit être étudiée en interaction avec la température, car ces deux facteurs induisent l'entrée en diapause de l'insecte chez les espèces qui présentent un tel arrêt de développement (Curl & Burbutis, 1977; Zaslavskiy & Umarova, 1982). Ce facteur influence la longévité de *Trichogramma pretiosum* (Calvin *et al.*, 1984).

7.4. Densité des œufs-hôtes :

D'après Manickavasagam (1995), la disponibilité des œufs-hôtes *Corcyra cephalonica* Stainton influence la longévité et la fécondité des parasitoïdes *T. pretiosum* et *T. chilonis*. Les femelles peuvent ajuster leur fécondité à la densité d'œufs hôtes disponibles. Quand les œufs sont en nombre illimité, la fécondité est élevée au début, puis diminue rapidement. Quand les hôtes sont plus rares, la fécondité est distribuée de façon homogène au cours de la vie de l'adulte. En l'absence d'hôte, la femelle résorbe les œufs matures dans les ovaires (Rossi, 1993).

8. Elevage de Trichogrammes en laboratoire :

Le but de l'élevage est de produire l'entomophage en quantité suffisante, en faisant appel à des techniques qui assurent non seulement une bonne activité reproductrice, mais aussi une bonne survie de l'insecte produit.

8.1. Sur hôte de substitution :

En général, cet élevage se fait sur hôte de substitution, dont l'élevage est plus aisé et moins coûteux que le ravageur lui-même. Les espèces les plus utilisées pour cela sont : *Sitotroga cerealella* Olivier, *C. cephalonica* et *Ephesia kuehniella* Zeller. A Cuba, Madagascar et à la Réunion, les hyménoptères auxiliaires ont été multipliés sur *C. cephalonica*

et *Galleria mellonella* L. (Brenière, 1962 in Rossi, 1993; Brenière, 1965). On utilisera *G. mellonella* comme hôte de substitution pour les expériences de cette étude. L'insecte pond sur du papier, ce qui rend pratique son utilisation.

Le cannibalisme des chenilles est cependant gênant. En effet, celles-ci attaquent les œufs non encore éclos, parasités ou non, et les détruisent. Divers procédés permettent de tuer l'œuf hôte tout en laissant aux trichogrammes la faculté de s'y développer. Le traitement des œufs aux radiations ultraviolettes est efficace car il tue les œufs sans affecter le taux de multiplication des trichogrammes (Voegelé *et al.*, 1974) ni l'acceptation des œufs par les trichogrammes (Romeis *et al.*, 1997).

Les trichogrammes adultes sont nourris avec du miel, produit bon marché, facile à manier, et qui fournit une nutrition adéquate (Ashley & Gonzalez, 1974).

8.2. Sur milieu artificiel :

Afin d'élever des trichogrammes plus efficacement, beaucoup de travaux ont été effectués sur l'élevage *in vitro* (Stand & Vinson, 1985). Cette méthode est coûteuse et difficile à mettre en œuvre pour de nombreuses raisons liées à la biologie des trichogrammes. On observe en outre une baisse de la survie, de la fécondité, et du taux de parasitisme des trichogrammes issus de tels élevages (Cônoli & Parra, 1994; 1996).

Deuxième partie – Etudes expérimentales

1. Introduction et rappel des objectifs :

L'objectif de cette étude est de mesurer les caractéristiques biologiques de plusieurs souches de trichogrammes provenant de zones différentes de l'île de la Réunion correspondant à des méso-climats contrastés de la zone de culture de la canne. Plusieurs paramètres démographiques seront mesurés : la vitesse de développement, la fécondité, la longévité et la sex-ratio, ainsi que la réponse fonctionnelle à la densité d'hôtes. Chacun de ces paramètres (sauf la réponse fonctionnelle) sera mesuré en faisant varier la température, le type d'œufs proposés aux trichogrammes (les œufs du ravageur *C. sacchariphagus* ou de l'hôte de substitution *G. mellonella*), pour chaque souche de trichogramme.

Pour des raisons pratiques, l'ensemble des traitements ne sera réalisé que pour une seule des souches de trichogramme; une sélection des traitements sera effectuée pour les deux autres souches. Les difficultés d'élevage rencontrées, notamment pour le foreur ponctué, limitent les expériences avec ses œufs pas toujours disponibles. De plus, le temps limité du stage n'autorise pas de tester toutes les souches à toutes les températures.

La tolérance aux conditions extrêmes du climat pendant la période de croissance de la canne doit être soigneusement étudiée. Pour s'assurer de la survie et de l'activité des trichogrammes lors de lâchers au champ, il est nécessaire d'effectuer un test de résistance à ces températures (Hassan, 1994).

La température standard d'élevage des trichogrammes est de $25 \pm 1^\circ\text{C}$, ce qui correspond à celle du foreur ponctué au laboratoire. Cette température est proche de l'optimum thermique en ce qui concerne la fécondité du foreur ponctué, situé entre 25 et 30°C (Goebel, 1999). La gamme 20 à 30°C correspond à des températures fréquemment rencontrées dans les champs de canne à sucre à la Réunion. Ces expériences devront se poursuivre à des températures de 15 et de 35°C , qui sont les conditions extrêmes au niveau de champs de canne à sucre à la Réunion.

Lors des essais de lâchers de trichogrammes effectués à la suite de ce travail, la production en masse de trichogrammes se fera à une température de 25°C . Il est donc intéressant d'élever l'insecte à cette température, et d'étudier ensuite son comportement à 20 , 25 et 30°C . Ceci permettra d'enregistrer l'activité parasitaire des trichogrammes à ces trois températures.

Il est aussi nécessaire de mesurer les caractéristiques biologiques des trichogrammes en les élevant aux températures d'incubation 20 , 25 et 30°C . La fécondité réelle sera alors mesurée. Les trichogrammes utilisés dans cette étude sont des insectes pro-ovogéniques, c'est-à-dire, à l'émergence, l'adulte possède la totalité de son stock d'œufs. La constitution de ce stock se fait donc pendant le développement larvaire. L'élevage des femelles à ces températures est donc nécessaire pour pouvoir discerner des adaptations potentielles des souches à ces températures.

La souche choisie à partir de cette étude servira à des essais de lâchers inondatifs dans des champs de canne à sucre afin de tester son efficacité contre le foreur ponctué.

2. Caractéristiques étudiées :

2.1. La durée de développement :

La durée de développement peut être mesurée de la ponte jusqu'à noircissement des œufs parasités (développement embryonnaire et larvaire), et jusqu'à l'émergence des adultes (développement pré-imaginal). Des différences notables existent entre les espèces de trichogrammes (Russo & Voegelé, 1982), et aussi les souches (Cerutti & Bigler, 1995).

2.2. Longévité :

C'est la durée de vie d'un adulte du jour de son émergence jusqu'à sa mort. Cette caractéristique dépend de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques (McDougall & Mills, 1997), comme la nature de l'hôte (Parra & *al.*, 1990; Parra & Sales, 1994), la quantité d'œufs hôtes disponible (Manickavasagam *et al.* 1995), la température (Gou Xueqi, 1988; Cônsoli & Parra, 1995) et la source de nourriture (Ashley & Gonzalez, 1974).

2.3. Fécondité :

C'est le nombre d'œufs hôtes parasités ou la descendance qu'une femelle peut produire pendant sa vie. Il est difficile d'évaluer ce paramètre chez les parasitoïdes oophages comme les trichogrammes. On l'estime indirectement par d'autres caractères (Pintureau *et al.* 1981), comme le nombre d'ovocytes contenus dans les ovarioles, le nombre de descendants adultes, le taux de multiplication ou la fertilité. La fécondité maximale est observée le premier jour de ponte (Pinto & Tavares, 1990). Elle dépend de la température, de la photopériode, de l'humidité, de la source de nourriture (Pintureau *et al.*, 1981; Russo & Voegelé, 1982; Anunciada & Voegelé, 1982; Zaslavaskiy & Kvi, 1982; Pavlik, 1990).

2.4. Sex-ratio :

La sex-ratio est la proportion relative du nombre de mâles et de femelles dans une population, généralement exprimée en taux ou en pourcentage de mâles. Elle dépend de beaucoup de facteurs, et notamment du nombre de parasites par œuf (Calvin *et al.*, 1984) (*cf.* plus loin).

3. Matériel biologique utilisé :

3.1. Les trichogrammes :

3.1.1. Origine :

Les trichogrammes ont été piégés au champ à l'aide d'œufs de *G. mellonella* ou de *C. sacchariphagus*, disposés dans dix sites, et exposés au parasitisme naturel pendant une semaine. Les œufs sont ensuite incubés au laboratoire jusqu'à émergence d'éventuels parasitoïdes. Une souche correspond à la descendance de trichogrammes récoltés dans un piège donné, à un moment donné. Les échantillons sont envoyés à l'INRA d'Antibes, qui les prépare pour être identifiés par B. Pintureau de l'INRA/INSA de Lyon.

Trois souches de *Trichogramma chilonis* sont utilisées dans cette étude. Celles-ci ont été choisies parmi les premières disponibles au moment où les expériences ont été lancées.

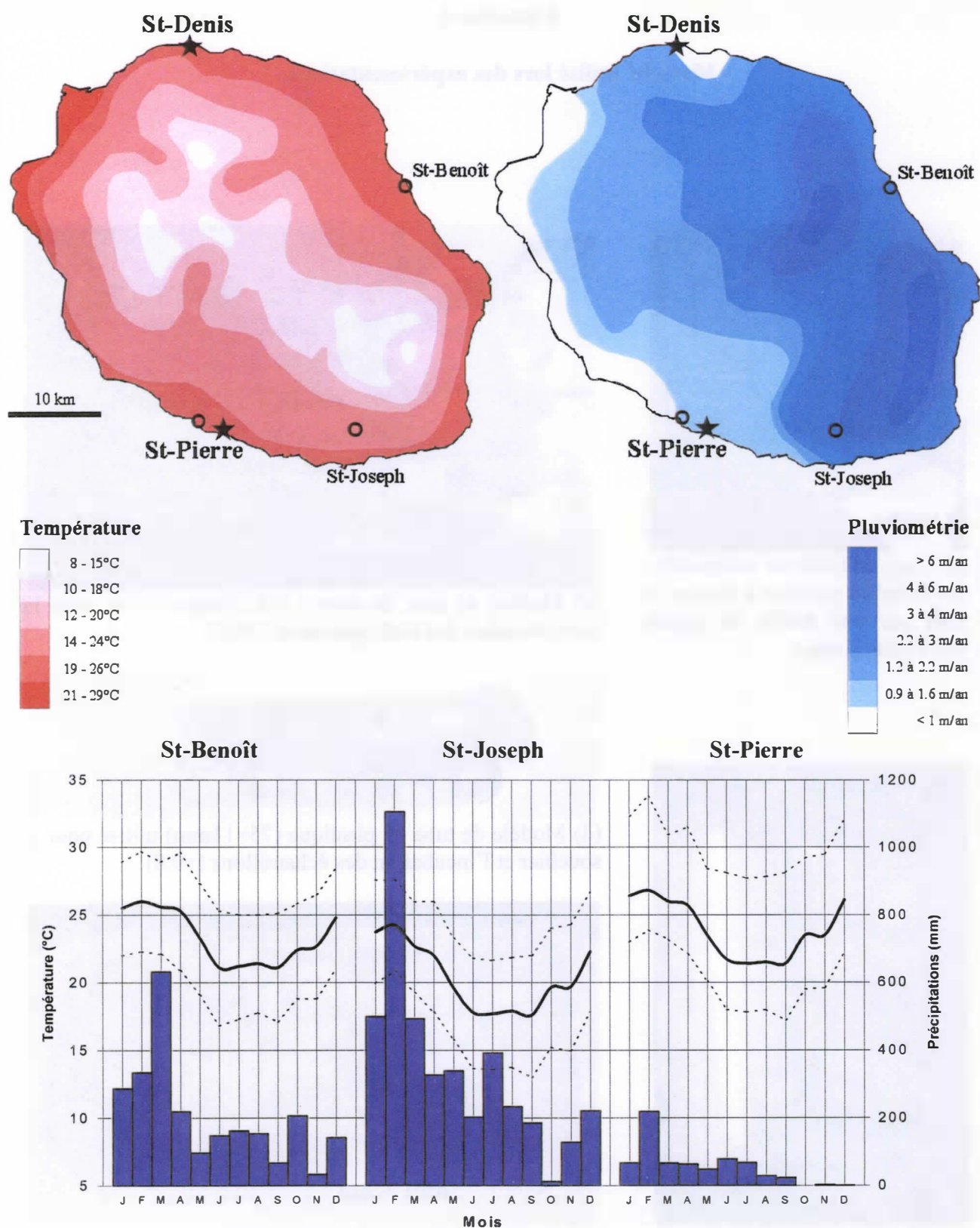


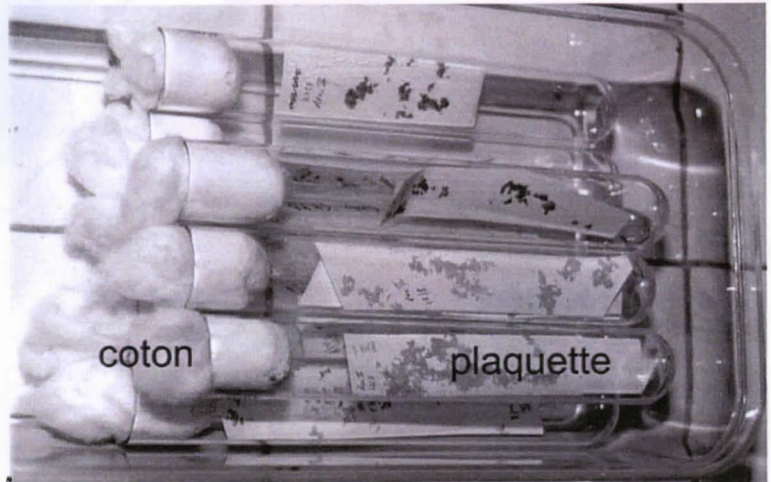
Figure 10 – *En haut* : Cartes climatiques de la Réunion (données climatiques : Soler, 1997). Les cercles indiquent les sites où ont été collectées les trois souches utilisées pour l'étude. *En bas* : Thermo-ombrogrammes des trois sites d'origine des souches de trichogramme étudiées. Histogrammes : précipitations mensuelles ; courbes : température moyenne (gras), minimale et maximale (pointillés) mensuelles (données Météo-France, 1994).

Planche 4

Matériel utilisé lors des expérimentations.



(a) Cage de *Galleria mellonella* : les femelles pondent à travers le tulle sur une feuille de papier placée sur la cage.



(c) Modèle de tube de verre (155×21mm) utilisé pour la multiplication des trichogrammes (×0.4).



(d) Modèle de tube en plastique (75×11mm) utilisé pour le soucier et l'incubation des échantillons (×0.8).



(b) Chambre climatique pour les expérimentations à 30°C.



(e) Modèle de « boîte à sel » utilisée pour conserver les trichogrammes à humidité constante (×0.25).

Elles proviennent de trois sites géographiques de la Réunion ayant des méso-climats bien différents (figure 10) :

- St-Benoît, lieu-dit Beaufond : climat chaud et humide;
- St-Pierre, lieu-dit Pierrefonds : climat chaud et sec;
- St-Joseph, lieu-dit La Crête : climat d'altitude, frais et arrosé.

3.1.2. Le souchier :

Un souchier, collection de trichogrammes, est réalisé afin de maintenir au laboratoire les individus récoltés au champ en attente d'identification. Chaque souche est élevée dans des conditions constantes ($20 \pm 1^\circ\text{C}$, $65 \pm 5\%$ HR, photopériode 12:12) dans trois tubes en plastique de taille 75×11 mm (longueur, diamètre) fermé par du coton hydrophile (planche 4 – photo d). Quelques gouttes de miel nourrissent les adultes, et des œufs frais de *G. mellonella* sont apportés à chaque génération.

3.1.3. Production en masse des trichogrammes pour les expériences :

Une plaquette d'œufs parasités de *G. mellonella* est introduite dans un tube en verre de taille 155×21 mm (planche 4 – photo c). Des œufs sont proposés aux adultes émergés en grande quantité afin de multiplier rapidement le stock. Ceci permet en une génération d'obtenir un grand nombre d'adultes à partir de n'importe quelle souche de trichogramme. La température de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ est généralement utilisée, sauf indication contraire. Cette température permet un temps de génération relativement rapide (10 jours), nécessaire pour les expériences.

Il est nécessaire d'élever des trichogrammes aux températures expérimentales, car la température d'élevage peut avoir un effet sur les caractères mesurés.

3.1.4. Les trichogrammes en début d'expérience :

Les femelles utilisées pour les expériences sont âgées de 12 à 24 h, accouplées et nourries, isolées en tubes individuels en verre (65×10 mm) fermés par du coton hydrophile. On suppose que l'absence d'hôte pendant cette période n'a pas d'effet sur le comportement du trichogramme, et notamment sur leur potentiel de reproduction. D'après Fleury & Boulétreau (1993), une privation d'œufs d'*Ephesia kuehniella* de moins de deux jours n'a aucun effet sur la capacité parasitaire de *T. brassicae*. La majorité des espèces de trichogrammes sont pro-ovogéniques, c'est-à-dire les femelles ont, à leur émergence, un certain nombre d'œufs prêts à être pondus. Certaines espèces, comme *T. cacoeciae*, sont syn-ovogéniques, c'est-à-dire que l'ovogénèse continue après l'émergence des adultes (Volkoff & Daumal, 1994). Dans ce cas, l'âge des individus est particulièrement important lors d'expériences de parasitisme.

L'espèce utilisée dans cette étude, *T. chilonis*, ne paraît pas être syn-ovogénique (Tabone, comm. pers.), donc toute variation de parasitisme de la part des trichogrammes ne sera pas due à une oogénèse post-émergence.

3.2. Les œufs hôtes :

3.2.1. L'hôte alternatif *G. mellonella* :

Un élevage de laboratoire de *G. mellonella* existe depuis 1960. Outre la maîtrise de son élevage au laboratoire, ce Galleriné a l'avantage de pondre ses œufs directement sur du

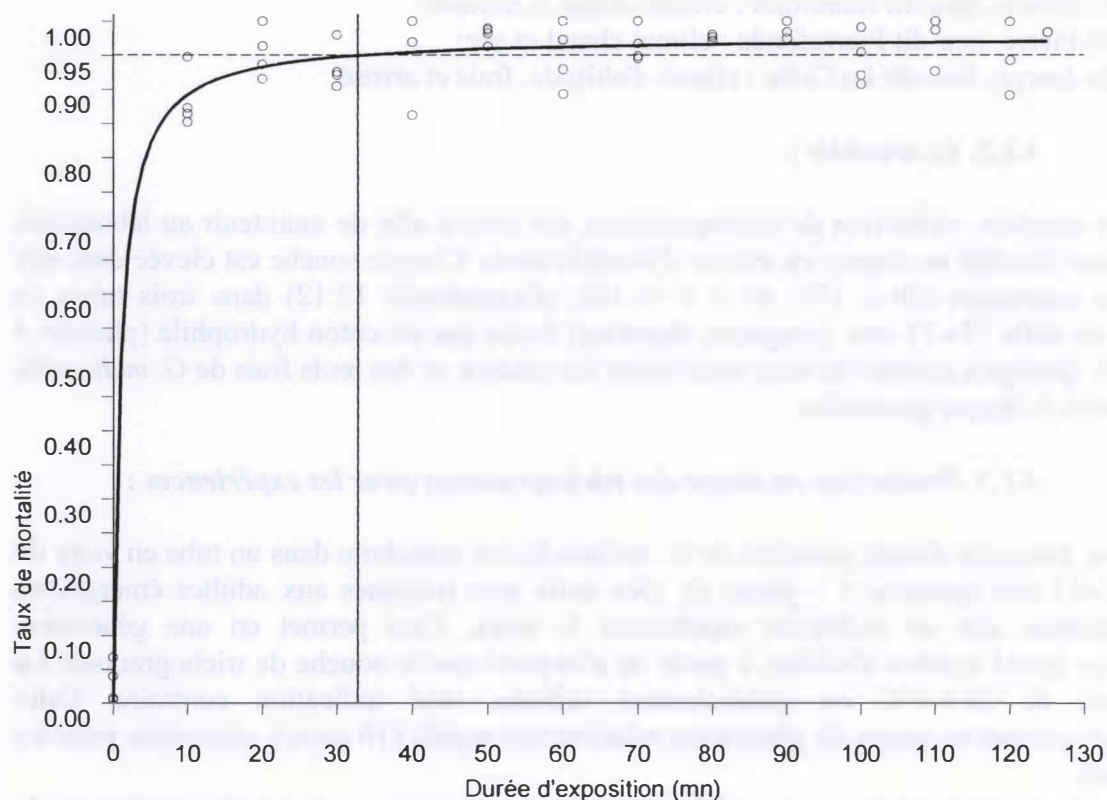


Figure 11 – Taux de mortalité des œufs de *Galleria mellonella* en fonction du temps d'exposition de ceux-ci aux rayonnements ultraviolets (254 nm). Le temps d'exposition théorique pour obtenir 95% de mortalité est de 32 minutes (CIRAD, données non publiées).

Fonction	Composants	Poids (g)
Nourriture	Farine de maïs	45.6
	Canne à sucre broyée et séchée	45.6
	Germe de blé	35.4
Vitamines et antifongiques	Levure de bière	38.0
	Acide ascorbique	12.7
	Acide sorbique	1.00
	Méthyl hydroxy-4 benzoate (Nipagine®)	1.50
	Ampiciline (Totapen®)	0.127
Charge	Agar agar en poudre	10.1
	Eau	810

Tableau 6 – Composition de 1000g de milieu d'élevage des larves de *C. sacchariphagus*.

papier, ce qui facilite la manipulation et la préparation des plaquettes d'œufs (planche 4 – photo a).

Avant l'utilisation de ces œufs pour des expériences, il est nécessaire d'effectuer un traitement aux U.V. (254 nm, 15 Watts à 30 cm) pendant 30 minutes afin d'éviter toute éclosion indésirable de chenilles. On préserve ainsi les œufs de toute destruction afin de permettre un dénombrement correct des œufs. Le temps d'exposition de 30 mn suffit à tuer 95 % des œufs (figure 11). Tous les œufs de *G. mellonella* utilisés pour les expériences sont âgés de moins de 24 heures et exposés aux U.V..

3.2.2. Le foreur ponctué *C. sacchariphagus* :

Un élevage de laboratoire de *C. sacchariphagus* existe depuis 1995, initié à partir de prélèvements de larves dans les zones ouest du littoral, et périodiquement régénéré à partir d'individus sauvages. Le processus d'élevage du foreur ponctué *C. sacchariphagus* au laboratoire est résumé sur la figure 12. La composition du milieu d'élevage est détaillée dans le tableau 6.

Aucun traitement aux rayonnements U.V. n'est nécessaire dans ce cas, les chenilles n'étant pas cannibales. Sauf indication contraire, tous les œufs de *C. sacchariphagus* utilisés pour les expérimentations sont âgés de moins de 24 h.

4. Durée de développement :

4.1. Introduction :

Il s'agit de mesurer pour chaque souche de trichogramme les durées ou vitesses ($=1/\text{durée}$) de développement ovo-larvaire et pré-imaginal dans l'hôte naturel et dans l'hôte de substitution, et l'effet de la température sur ces vitesses. Une gamme de température de 20 à 30°C est choisie pour représenter les conditions naturelles en milieu cannier. La survie pendant le stade nymphal (taux d'émergence des adultes), et la sex-ratio de la population d'adultes émergés sont également observées comme contrôle de qualité. Ceci sera fait à 20, 25 et 30°C pour les trois souches.

Deux facteurs seront particulièrement étudiés :

- la réponse des trois souches de trichogrammes vis-à-vis des trois températures;
- l'influence de l'espèce hôte.

4.2. Matériel et méthodes :

4.2.1. Expériences :

Une plaquette (environ 100×20 mm) d'œufs hôtes est introduite dans un tube de multiplication (155×21 mm) contenant une population importante de trichogrammes de chaque souche. Au bout d'une heure, les plaquettes sont retirées, fractionnées, et mises dans des tubes plus petits (75×11 mm) fermés par du coton et mis à incuber dans des pièces ou enceintes climatisées à $20 \pm 1^\circ\text{C}$, $25 \pm 1^\circ\text{C}$ et $30 \pm 0.1^\circ\text{C}$ respectivement (photopériode 12:12). Les tubes sont placés dans des boîtes fermées contenant une solution saturée de sel NaCl, maintenant une humidité de $70 \pm 1\%$ constante (planche 4 – photo e). Les observations ont été effectuées toutes les 24h. Le noircissement des œufs (nympheose des trichogrammes) et l'émergence des adultes sont notés.

La même procédure est effectuée avec des œufs de *C. sacchariphagus*, uniquement pour la souche de trichogramme St-Benoît.

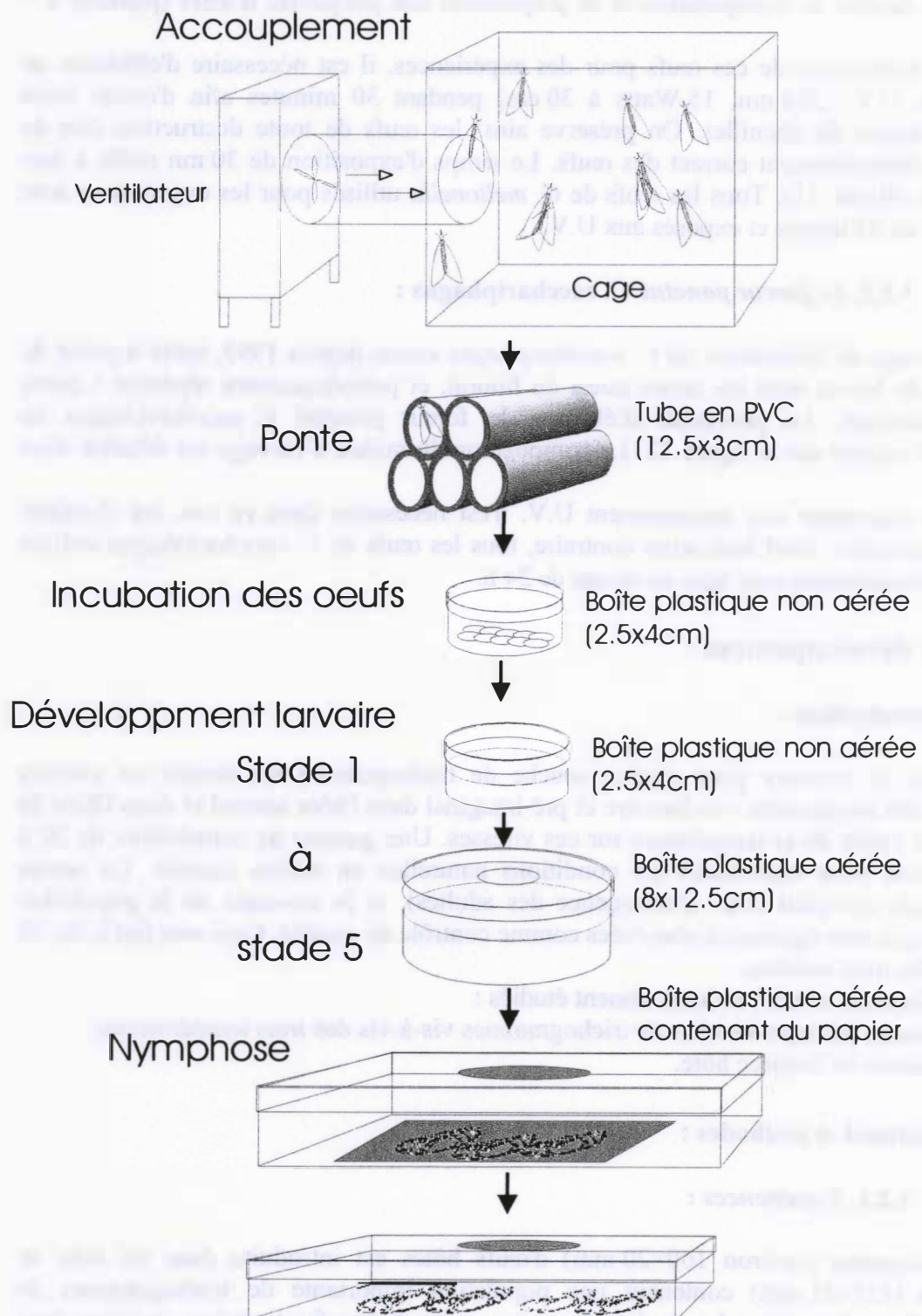


Figure 12 – Schéma du processus d'élevage du foreur ponctué *C. sacchariphagus* au laboratoire (d'après Goebel, 1999).

Après émergence des adultes, les tubes sont mis au congélateur pour stopper une éventuelle deuxième génération de trichogrammes. Le taux d'émergence des adultes et la sex-ratio de la population émergée sont alors notés pour chaque tube.

4.2.2. Analyse des données :

Les durées de développement ovo-larvaire (délai jusqu'au noircissement des oeufs parasités) et pré-imaginale (délai jusqu'à émergence des adultes), le taux d'émergence des œufs parasités et la sex-ratio de la population d'adultes émergés pour chacun des échantillons sont traités par analyse de variance, avec la souche de trichogramme (St-Benoît, St-Pierre, St-Joseph), la température (20, 25, 30°C) et l'espèce hôte (*G. mellonella* vs. *C. sacchariphagus*) comme facteurs explicatifs. Lorsque les facteurs souche et température interagissent significativement, une seconde analyse de variance, à un facteur (souche), est réalisée pour chacune des trois températures de façon à décrire l'interaction. Les différences entre niveaux d'un facteur significatif sont testées par un test de Tukey ($p=0.05$).

L'effet de la souche est testé en interaction avec l'effet de la température dans l'hôte *G. mellonella* uniquement. L'effet de l'hôte est testé, en interaction avec l'effet de la température, chez la souche St-Benoît uniquement.

Comme les durées de développement ne suivent pas une distribution normale (distribution Gamma), celles-ci sont transformées en vitesses = $1/\text{durées}$ qui suivent une distribution normale et peuvent être soumises à l'analyse de variance. Les taux sont également normalisés par une transformation $x \rightarrow \arcsin(\sqrt{x})$ (Statistical Science, 1993).

Chez tous les organismes poïkilothermes, la vitesse de développement v augmente linéairement avec la température T dans une certaine gamme de températures : $v = a.T + b$. Cette relation linéaire est connue sous le nom de modèle degrés.jours et permet de déterminer le seuil thermique de développement c , température en-dessous de laquelle la vitesse de développement est théoriquement nulle : $v = a.c + b = 0$. Pour chacune des souches et, chez la souche St-Benoît, avec les deux hôtes, les constantes a (pentes des droites) et c (seuils thermiques de développement) sont estimées par régression linéaire de la vitesse en fonction de la température. Les valeurs de a et de c pour chaque traitement sont alors comparées par un test-t généralisé (Scherrer, 1984) (remarque : nous considérons que le paramètre c a une distribution normale, ce qui n'est pas tout à fait exact - asymétrie vers la droite, très légère pour une valeur).

Les analyses de variance et les régressions linéaires sont réalisées à l'aide du logiciel S-Plus™ (Statistical Science, 1993).

4.3. Résultats :

4.3.1. Effet de la température sur la vitesse de développement des 3 souches dans l'hôte *G. mellonella* :

Vitesse de développement ovo-larvaire :

La vitesse de développement larvaire de *T. chilonis* dépend significativement de la température ($F_{2,109}=150.7$, $p<0.001$) et de la souche considérée ($F_{2,109}=45.13$, $p<0.001$), mais l'effet de la température est différent pour chaque souche (interaction : $F_{4,109}=9.85$, $p<0.001$). Les individus de la souche St-Pierre ont un développement ovo-larvaire plus rapide (test de Tukey, $p<0.05$) que ceux des souches St-Joseph et St-Benoît, qui ne diffèrent pas entre-eux (test de Tukey, $p>0.05$) (figure 13). La vitesse de développement ovo-larvaire augmente linéairement mais différemment avec la température chez les trois souches (tableau 7).

Souche	Hôte	R^2 (n)	$a \pm \text{e.s. } (^{\circ}\text{C}^{-1}.\text{j}^{-1})$	$c \pm \text{e.s. } (^{\circ}\text{C})$
St-Benoît	<i>C. sacchariphagus</i>	0.9995 (n=31)***	0.0512 ± 0.0002 a	17.05 ± 0.04 a
St-Benoît	<i>G. mellonella</i>	0.9820 (n=37)***	0.0272 ± 0.0006 b	15.85 ± 0.18 b
St-Pierre	<i>G. mellonella</i>	0.4505 (n=56)***	0.0151 ± 0.0023 c	6.38 ± 2.93 c
St-Joseph	<i>G. mellonella</i>	0.9996 (n=25)***	0.0132 ± 0.0001 cd	8.25 ± 0.05 cd

Tableau 7 – Vitesse de développement ovo-larvaire exprimée comme fonction linéaire de la température (cf. texte) : coefficient de détermination (R^2) de la régression (n : taille de l'échantillon ; *** : $p < 0.001$), coefficient de la régression (a) et seuil thermique de développement (c) pour les trois souches avec l'hôte naturel *C. sacchariphagus* ou l'hôte de substitution *G. mellonella*. Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (test-t, $p < 0.05$).

Souche	Hôte	R^2 (n)	$a \pm \text{e.s. } (^{\circ}\text{C}^{-1}.\text{j}^{-1})$	$c \pm \text{e.s. } (^{\circ}\text{C})$
St-Benoît	<i>C. sacchariphagus</i>	0.8745 (n=31)***	0.0073 ± 0.0005 a	10.52 ± 1.02 a
St-Benoît	<i>G. mellonella</i>	0.9952 (n=37)***	0.0071 ± 0.0001 a	13.37 ± 0.09 b
St-Pierre	<i>G. mellonella</i>	0.9425 (n=53)***	0.0062 ± 0.0002 b	10.56 ± 0.55 c
St-Joseph	<i>G. mellonella</i>	0.9650 (n=24)***	0.0055 ± 0.0002 c	9.47 ± 0.31 cd

Tableau 8 – Vitesse de développement pré-imaginaire exprimée comme fonction linéaire de la température (cf. texte) : coefficient de détermination (R^2) de la régression (n : taille de l'échantillon ; *** : $p < 0.001$), coefficient de la régression (a) et seuil thermique de développement (c) pour les trois souches avec l'hôte naturel *C. sacchariphagus* ou l'hôte de substitution *G. mellonella*. Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (test-t, $p < 0.05$).

Les trois souches ont également des seuils thermiques de développement ovo-larvaire différents : la souche St-Benoît est celle qui a le seuil le plus élevé (tableau 7).

Vitesse de développement pré-imaginal :

Comme précédemment, la vitesse de développement pré-imaginal de *T. chilonis* dépend significativement de la température ($F_{2,105}=1683$, $p<0.001$) et de la souche ($F_{2,105}=224.6$, $p<0.001$) avec une forte interaction des deux ($F_{4,105}=6.34$, $p<0.001$). Les individus de la souche St-Pierre ont un développement pré-imaginal plus rapide (test de Tukey, $p<0.05$) que ceux des souches St-Joseph et St-Benoît, qui ne diffèrent pas entre-eux (test de Tukey, $p>0.05$) (figure 13). La vitesse de développement pré-imaginal augmente linéairement mais différemment avec la température chez les trois souches (tableau 8).

Les trois souches ont également des seuils thermiques de développement différents : la souche St-Benoît est celle qui a le seuil le plus élevé (tableau 8).

Taux d'émergence des adultes :

Le taux d'émergence des adultes de *T. chilonis* dépend significativement de la température ($F_{2,103}=4.33$, $p<0.05$) et de la souche considérée ($F_{2,103}=7.64$, $p<0.001$).

Le taux d'émergence est maximal à 25°C et significativement différent (test de Tukey, $p<0.05$) du taux minimal mesuré à 20°C; à 25°C le taux d'émergence est intermédiaire.

Les œufs parasités par les trichogrammes de la souche St-Benoît ont un taux d'émergence supérieur (test de Tukey, $p<0.05$) aux taux mesurés avec les deux autres souches, St-Pierre et St-Joseph, qui ne diffèrent pas entre-eux (test de Tukey, $p>0.05$) (figure 14).

Sex-ratio de la population d'adultes émergés :

La sex-ratio de la population d'adultes émergés de *T. chilonis* ne dépend pas de la température ($F_{2,102}=0.378$, $p>0.05$), mais dépend légèrement de la souche de trichogramme ($F_{2,102}=3.24$, $p\leq 0.05$). Le taux de mâles émergés est maximal pour la souche St-Joseph, intermédiaire pour la souche St-Pierre, et minimal pour la souche St-Benoît, mais seules les sex-ratio extrêmes (souches St-Joseph et St-Benoît) sont significativement différentes (test de Tukey, $p<0.05$) (figure 14).

4.3.2. Effet de l'hôte sur la vitesse de développement de la souche St-Benoît :

Vitesse de développement ovo-larvaire :

Le développement ovo-larvaire des trichogrammes de la souche St-Benoît est très significativement plus rapide ($F_{1,62}=7\times 10^{31}$, $p<0.001$) dans *C. sacchariphagus* que dans *G. mellonella* (figure 15). La vitesse de développement augmente significativement ($F_{2,62}=10^{32}$, $p<0.001$) et linéairement (tableau 7) avec la température, mais pas de la même façon suivant l'hôte (température \times hôte : $F_{2,62}=9\times 10^{30}$, $p<0.001$); celle-ci augmente significativement plus vite dans l'hôte *C. sacchariphagus* que dans l'hôte *G. mellonella* ($t_{44}=37.9$, $p<0.001$) (tableau 7).

Le seuil thermique de développement ovo-larvaire estimé avec l'hôte *C. sacchariphagus* est significativement supérieur ($t_{39}=6.37$, $p<0.001$) à celui estimé avec l'hôte *G. mellonella* (tableau 7).

Vitesse de développement pré-imaginal :

La température et l'espèce hôte ont des effets très significatifs sur la vitesse de développement pré-imaginal. Le développement pré-imaginal des trichogrammes de la souche

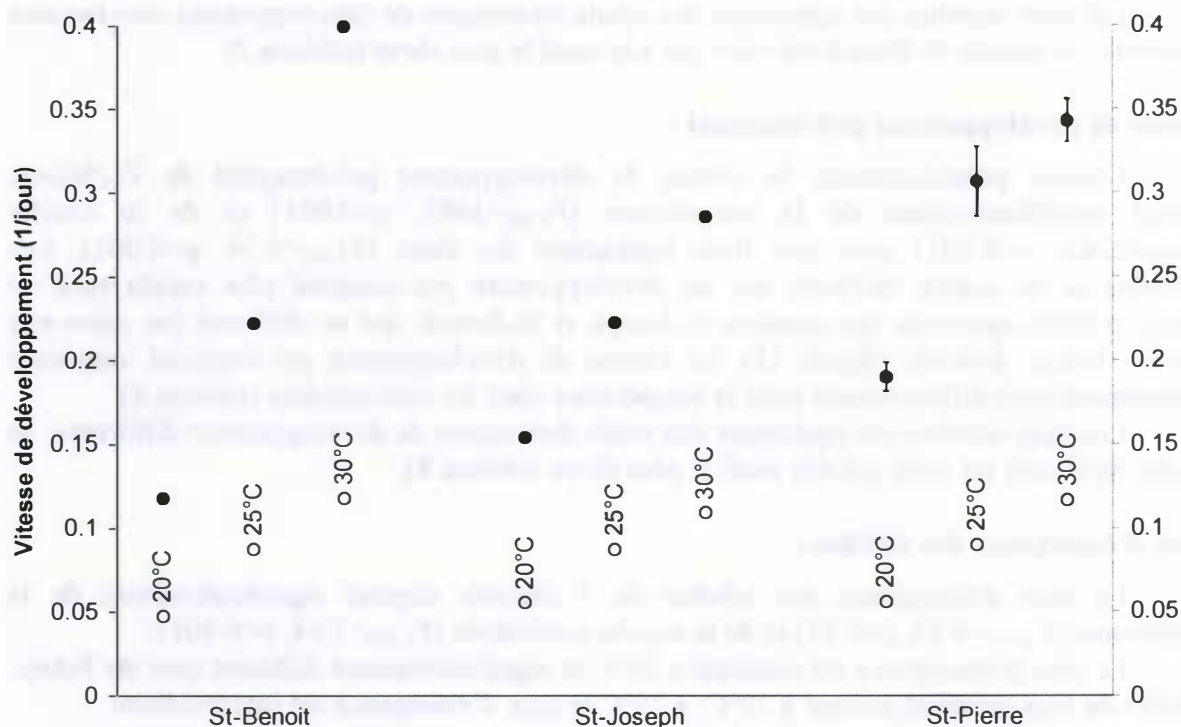


Figure 13 – Vitesses (\pm e.s.) de développement ovo-larvaire (cercles noirs) et pré-imaginal (cercles blanc) des individus des trois souches de *Trichogramma chilonis* à 20, 25 et 30°C dans l'hôte de substitution *Galleria mellonella*.

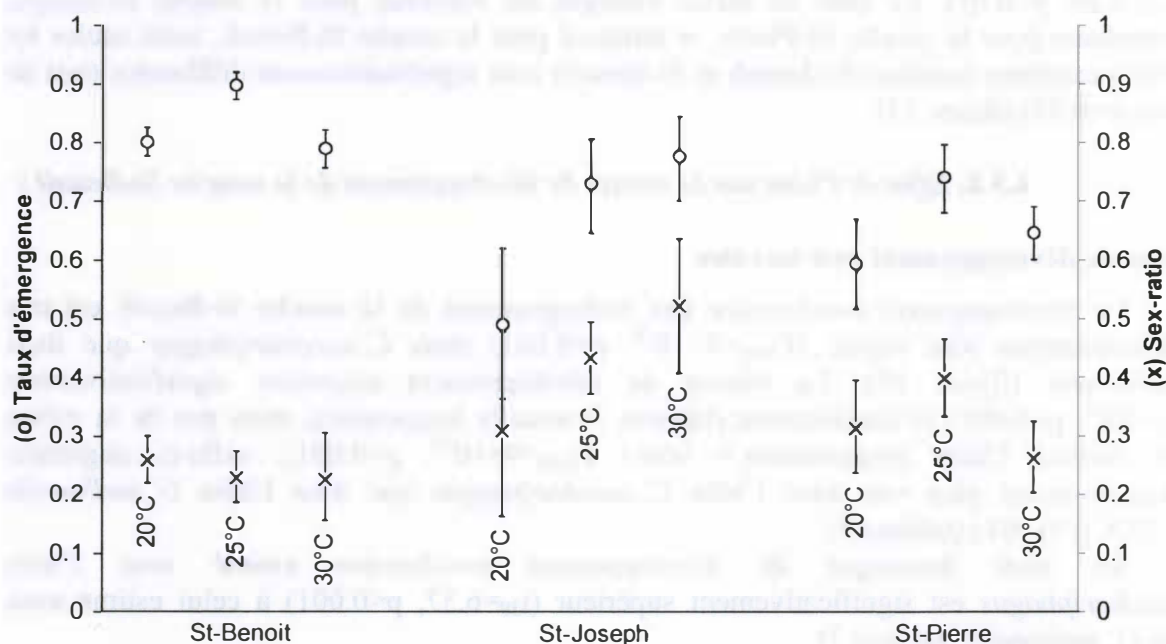


Figure 14 – Taux (\pm e.s.) d'émergence (cercles) et sex-ratio (croix) des adultes des trois souches de *T. chilonis* émergés de l'hôte de substitution *G. mellonella* à 20, 25 et 30°C.

St-Benoît est significativement plus rapide dans l'hôte *C. sacchariphagus* que dans l'hôte *G. mellonella* ($F_{1,62}=2384$, $p<0.001$) (figure 15). Cette vitesse augmente significativement ($F_{2,62}=3936$, $p<0.001$) et linéairement (tableau 8) avec la température, de la même façon dans les deux hôtes ($t_{59}=0.392$, NS) (tableau 8).

Le seuil thermique de développement pré-imaginal estimé avec l'hôte *C. sacchariphagus* est significativement inférieur ($t_{56}=2.77$, $p<0.01$) à celui estimé avec l'hôte *G. mellonella* (tableau 8).

Taux d'émergence des adultes :

La température n'a pas d'effet significatif sur le taux d'émergence des adultes ($F_{2,62}=2.17$, NS). Ce taux est significativement plus élevé avec l'hôte *C. sacchariphagus* ($F_{1,62}=250$, $p<0.001$) (figure 16).

Sex-ratio de la population d'adultes émergés :

Ni la température ($F_{2,62}=0.133$, NS) ni l'espèce hôte ($F_{1,62}=0.188$, NS) n'ont d'effet sur la sex-ratio de la population d'adultes émergés (figure 16).

4.4. Discussion :

4.4.1. Différences entre les souches :

Peu d'informations sont disponibles sur la biologie de *T. chilonis*. On peut néanmoins comparer les résultats obtenus avec expériences effectués sur d'autres espèces de trichogrammes venant de zones tropicales. Les durées de développement sont semblables à celles obtenues sur *T. galloi* (Parra *et al.*, 1990).

Parmi les trois souches testées, les expériences montrent que la souche St-Pierre a la vitesse de développement la plus rapide. En ce qui concerne les durées de développement ovo-larvaire, l'intervalle entre chaque observation (un jour) est trop grand pour avoir une estimation précise de la durée de développement (quelques jours). Pour la même raison, il n'est pas possible de détecter des différences de durées de développement inférieures à un jour entre les souches; les différences devraient être plus marquées à basse température.

Les seuils thermiques de développement estimés sont inférieurs à celui estimé à 13°C pour *C. sacchariphagus* (Goebel, 1999). Ils sont également en accord avec le climat de la région d'origine de chacune des souches : la souche St-Joseph, collectée en altitude, est celle qui a le seuil thermique de développement le plus bas, ce qui est une adaptation aux conditions climatiques locales.

Les mesures de taux d'émergence et de sex-ratio des trois souches sur l'hôte *G. mellonella* sont à prendre avec précaution à cause du protocole expérimental utilisé. En effet, pour mesurer le taux d'émergence, il est nécessaire de s'assurer que les trichogrammes adultes qui émergent ne reparasitent pas la plaquette d'œufs. La méthode utilisée consiste à mettre les tubes contenant la plaquette d'œufs et les adultes émergés au congélateur avant que les œufs parasités par une éventuelle 2^e génération ne noircissent, soit 2 jours après les premières émergences à 30°C, 3 jours à 25°C et 5 jours à 20°C. Il est possible que cette durée ait été insuffisante pour permettre toutes les émergences, notamment à 20°C où les émergences sont très étalées dans le temps. Ayant utilisé le même protocole dans toutes les expériences de cette étude, la comparaison des taux entre les traitements peut se faire avec une certaine fiabilité. Il faudrait isoler les adultes dès leur émergence, mais aucune solution ne

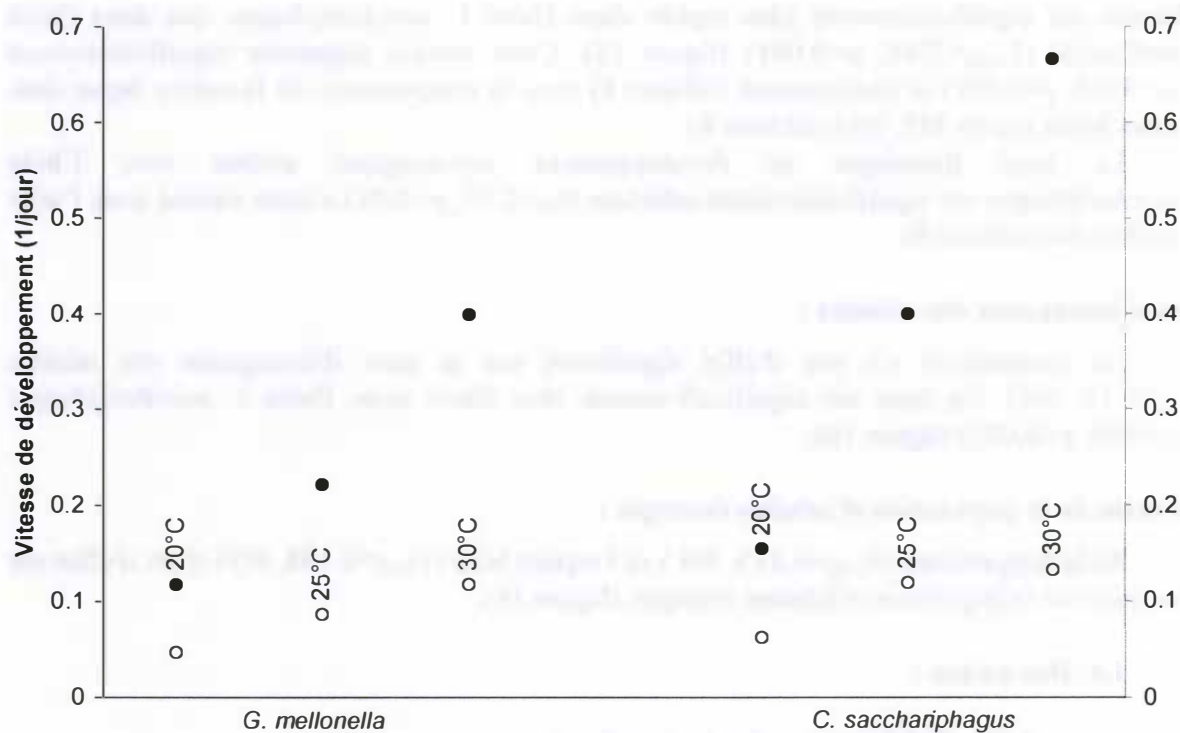


Figure 15 – Vitesses (\pm e.s.) de développement ovo-larvaire (cercles noirs) et pré-imaginal (cercles blanc) des individus de la souche St-Benoît de *Trichogramma chilonis* à 20, 25 et 30°C dans l'hôte de substitution *Galleria mellonella* et dans l'hôte naturel *Chilo sacchariphagus*.

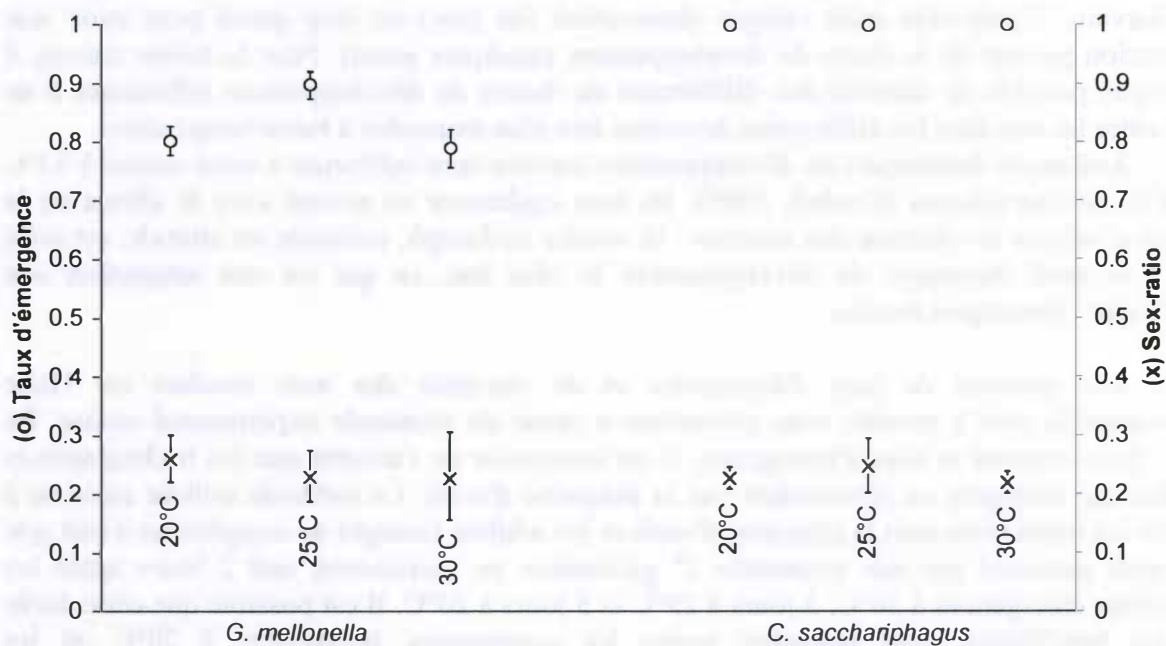


Figure 16 – Taux (\pm e.s.) d'éclosion (cercles) et sex-ratio (croix) des adultes de la souche St-Benoît de *T. chilonis* émergés de l'hôte de substitution *G. mellonella* ou de l'hôte naturel *C. sacchariphagus* à 20, 25 et 30°C.

nous a paru adéquate lors de ces expériences. La souche St-Benoît a un taux d'émergence sur *G. mellonella* plus élevé que les deux autres souches.

Le problème ne se pose pas avec l'hôte *C. sacchariphagus*, car les œufs non parasités éclosent avant l'émergence des trichogrammes.

La souche St-Benoît est caractérisée par une sex-ratio inférieure à celle de St-Joseph ($p < 0.05$). Le choix d'une souche de trichogramme est basé sur de nombreuses critères. Ceux liés à sa performance au laboratoire sont importants, notamment pour la capacité de multiplication en élevage, et une forte proportion de femelles dans les populations y est favorable. Une faible proportion de mâles, qui ne parasitent pas d'hôtes, est également souhaitable pour diminuer le nombre d'individus à lâcher.

Lors de l'utilisation de trichogrammes en lutte biologique, une descendance à forte proportion de femelles permet d'amplifier l'action du parasitoïde en détruisant un nombre maximum d'œufs de ravageur. Une seconde génération de trichogrammes serait d'autant plus grande que la sex-ratio est faible. Le rôle de cette deuxième génération est cependant extrêmement limité en lâcher inondatif, à cause des difficultés rencontrés au champ par la parasitoïde pour se maintenir, ce qui d'ailleurs oblige l'utilisation de ce type de lutte biologique.

4.4.2. Influence de l'espèce hôte :

Les vitesses de développement mesurées sont plus rapides avec l'hôte *C. sacchariphagus*. Cette espèce constituerait l'hôte naturel de *T. chilonis* à la Réunion, même si les doutes concernant l'origine de l'introduction de *T. chilonis* ne permettent pas de l'affirmer. Une vitesse de développement élevée peut constituer un facteur important de survie des populations de trichogrammes. Les différences mesurées entre les deux espèces hôtes peuvent suggérer une adaptation naturelle des trichogrammes pour *C. sacchariphagus*.

Les sex-ratio des adultes émergés ne sont pas significativement différentes entre les deux espèces hôtes. On observe cependant un taux d'émergence plus faible sur *G. mellonella*, ce qui pourrait suggérer que ces sex-ratio ne soient en réalité différentes. Une solution serait de sexer les nymphes non émergés, ce qui pourrait être réalisé avec des techniques génétiques, les mâles étant haploïdes et les femelles diploïdes. Une explication autre que celle évoquée plus haut sur le taux d'émergence plus faible sur *G. mellonella* est le superparasitisme, qui a lieu lorsque trop d'œufs de trichogrammes sont pondus dans un œuf hôte. Les œufs de *G. mellonella* étant plus petit que ceux de *C. sacchariphagus*, on peut supposer que les effets néfastes du superparasitisme ont plus de chance d'être observés sur les œufs de *G. mellonella*. Deux adultes trichogrammes au maximum peuvent émerger d'un seul œuf de *Galleria*, alors qu'on peut observer jusqu'à 9 adultes pour un seul œuf de *C. sacchariphagus*.

4.5. Conclusion :

La souche St-Pierre a la vitesse de développement la plus rapide. La souche St-Benoît est caractérisée par un taux d'émergence plus élevé et une sex-ratio plus faible que les deux autres souches testées.

La vitesse de développement est plus rapide dans l'hôte *C. sacchariphagus* par rapport à l'hôte *G. mellonella*. Le taux d'émergence des œufs parasités est plus élevé avec *C. sacchariphagus* qu'avec *G. mellonella*.

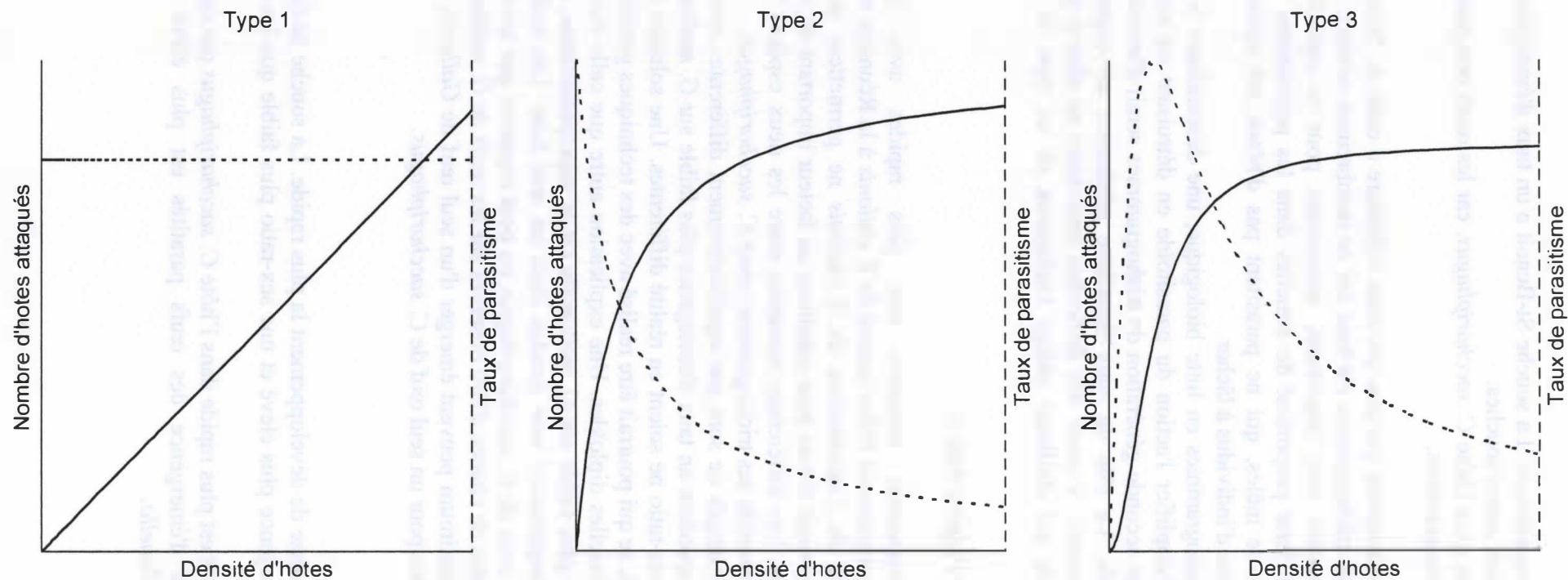


Figure 17 – Les trois types de réponse fonctionnelle de parasitoïdes (ou de prédateurs) à la densité d'hôte (ou de proies) (Holling, 1959).

5. La réponse fonctionnelle à la densité d'hôtes :

5.1. Introduction :

Définition : *sensu stricto* relation entre le nombre moyen d'hôtes attaqués par un prédateur ou un parasitoïde par unité de temps et le nombre (la densité) de proies ou d'hôtes disponibles.

Solomon (1949, *in* Murdoch, 1973) a été le premier à utiliser ce terme, largement repris à partir de la publication de Holling (1959).

Holling (1959) décrit trois formes, ou "types", de réponses fonctionnelles (figure 17) :

- Dans le type 1, le nombre d'hôtes attaqués est directement proportionnel à la densité; la proportion d'hôtes parasités est donc constante.

- Dans le type 2, le nombre d'hôtes attaqués augmente également avec la densité, mais de moins en moins rapidement car le parasitoïde, avec un taux d'attaque constant, passe plus de temps à examiner les hôtes (*handling time*) quand ceux-ci sont plus nombreux; il en résulte une diminution du taux de parasitisme avec l'augmentation de la densité d'hôtes.

- Le type 3 correspond à une courbe sigmoïde : le nombre d'hôtes attaqués augmente d'abord plus vite que leur densité, ce qui correspond à une augmentation du taux d'attaque du parasitoïde en réponse à la densité, puis de moins en moins rapidement comme pour le type 2 (même cause, même effet); le taux de parasitisme croît puis décroît avec la densité d'hôtes.

La forme initiale est l'"équation disque" de Holling (1959) :

$$f(H) = \frac{k.H}{H + s} \text{ pour un type 2, et } f(H) = \frac{k.H^2}{H^2 + s^2} \text{ pour un type 3, où } H \text{ est la densité}$$

d'hôtes, $f(H)$ le nombre d'hôtes attaqués par le parasitoïde, k est le nombre maximum d'hôtes attaqués par le parasitoïde par unité de temps et s la densité d'hôtes à laquelle le nombre d'hôtes attaqués est $k/2$. Cette équation disque est plus souvent écrite sous la forme

$$f(H) = \frac{a.H_0.T}{1 + a.T_h.H_0} \text{ (Holling, 1966) (pour un type 2) de façon à faire apparaître des variables}$$

plus directement liées au comportement du parasitoïde : T est la durée d'exposition au parasitoïde (souvent non représenté car $T = 1$ jour pour la plupart des expérimentations), H_0 le nombre d'hôtes disponibles au début de l'expérience, T_h est le temps de manipulation d'un hôte et a le taux de découverte du parasitoïde. Ces variables sont liées à k et s par les relations suivantes : $T_h = 1/k$ et $a = k/s$.

La réponse fonctionnelle n'est que l'expression finale d'un ensemble de mécanismes physiologiques et comportementaux, dont le type 3 est probablement le plus complexe. Pour la dynamique des populations et la lutte biologique, l'intérêt de distinguer entre les réponses fonctionnelles de type 2 et de type 3 repose sur leur contribution respective à assurer la stabilité du système hôte-parasitoïde. En effet seul un parasitoïde présentant une réponse fonctionnelle de type 3 peut contrôler durablement une population d'hôte (lutte biologique par acclimatation) car la proportion d'hôtes attaqués augmente avec la densité pour une certaine gamme de densité d'hôtes (condition nécessaire à la stabilité). Par contre seul un parasitoïde présentant une réponse fonctionnelle de type 2 permet l'extinction plus ou moins rapide de la population d'hôte (lutte biologique par lâcher inondatif) (Rochat, 1997a,b).

Dans le cas des trichogrammes, il est difficile d'estimer le nombre d'hôtes attaqués, car les hôtes ne disparaissent pas une fois parasités, comme pour un prédateur. On supposera pour

ces expériences qu'un hôte attaqué correspond à un œuf hôte noir, c'est-à-dire un œuf hôte avec un trichogramme ayant atteint au moins la fin du développement larvaire.

L'estimation du nombre maximum d'hôtes qu'une femelle de *T. chilonis* peut parasiter en 24 heures (paramètre k) est important dans l'évaluation d'un auxiliaire potentiel en lutte biologique, et est par ailleurs une information nécessaire aux expérimentations suivantes, car cela détermine la quantité minimum d'œufs hôtes à proposer quotidiennement aux femelles.

5.2. Matériel et méthodes :

5.2.1. Expérimentation :

Des trichogrammes femelles élevés à 25°C, âgés de 12 à 24 heures, accouplés et nourris, sont placés dans des tubes individuels en verre (65×11 mm) avec un peu de miel et fermés par du coton. Les tubes en plastique sont proscrits car l'électricité statique qu'ils produisent perturbe le comportement des trichogrammes, insectes très petits. Des plaquettes de papier portant des densités variables d'œufs hôtes sont introduites dans chaque tube contenant une femelle. Les tubes sont placés dans des boîtes à sel ($70 \pm 1\%$ HR) à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ (photopériode 12:12). Les plaquettes sont retirées des tubes après 24 heures d'exposition au parasitisme des femelles. Les plaquettes sont mises à incuber dans des tubes individuels en plastique (75×11 mm) fermés par du coton et replacées dans les mêmes conditions ($25 \pm 1^\circ\text{C}$, $70 \pm 1\%$ HR) jusqu'à émergence des parasitoïdes adultes.

On note alors le nombre d'œufs hôtes proposés, le nombre d'œufs noirs, le nombre d'œufs noirs dont des parasitoïdes sont émergés, le nombre d'adultes mâles et femelles émergés. Les œufs noirs sont par ailleurs disséqués afin noter le nombre d'individus non émergés, et par conséquent le nombre total de trichogrammes qui ont pu effectuer un développement larvaire complet dans chaque œuf hôte.

Des œufs de l'hôte de substitution *G. mellonella* ont été présentés aux trois souches de trichogrammes (St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre); des œufs de l'hôte naturel *C. sacchariphagus* n'ont été proposés qu'à la souche St-Benoît.

5.2.2. Analyse des données :

Pour chaque souche et chaque espèce d'hôte l'équation disque de Holling modifiée $f(H) = \frac{k.H^\alpha}{H^\alpha + s^\alpha}$ est ajustée avec α fixé à 1 correspondant à une réponse fonctionnelle de type 2 et $\alpha > 1$ pour le type 3. Le paramètre k est particulièrement important, et correspond au nombre maximum d'œufs parasités en 24 heures. L'ajustement non linéaire est réalisé par la méthode des moindres-carrés, à l'aide du logiciel S-Plus™ (Statistical Science, 1993).

Les deux modèles (type 2 ou 3) ont été ajustés, puis comparés entre eux dans chaque traitements (F de Fisher). Lorsque les deux modèles ne sont pas statistiquement différents, le modèle de type 2, plus simple est retenu. Lorsqu'ils sont différents, le modèle avec la plus faible erreur standard résiduelle est retenu. Puis, les modèles retenus pour les trois souches sont comparés entre eux de la même façon. Lorsque les modèles ajustés pour deux souches ou deux hôtes ne diffèrent pas statistiquement, un modèle commun est réajusté pour ces deux groupes. Enfin, les valeurs estimées du paramètre k sont comparées deux à deux par un test-t généralisé.

Par ailleurs, les taux d'émergence et la sex-ratio de la population émergée et le nombre d'individus par œuf, sont traités (après normalisation des taux) par analyse de variance, avec la souche et l'hôte comme facteurs explicatifs et le nombre d'œufs hôtes présentés comme

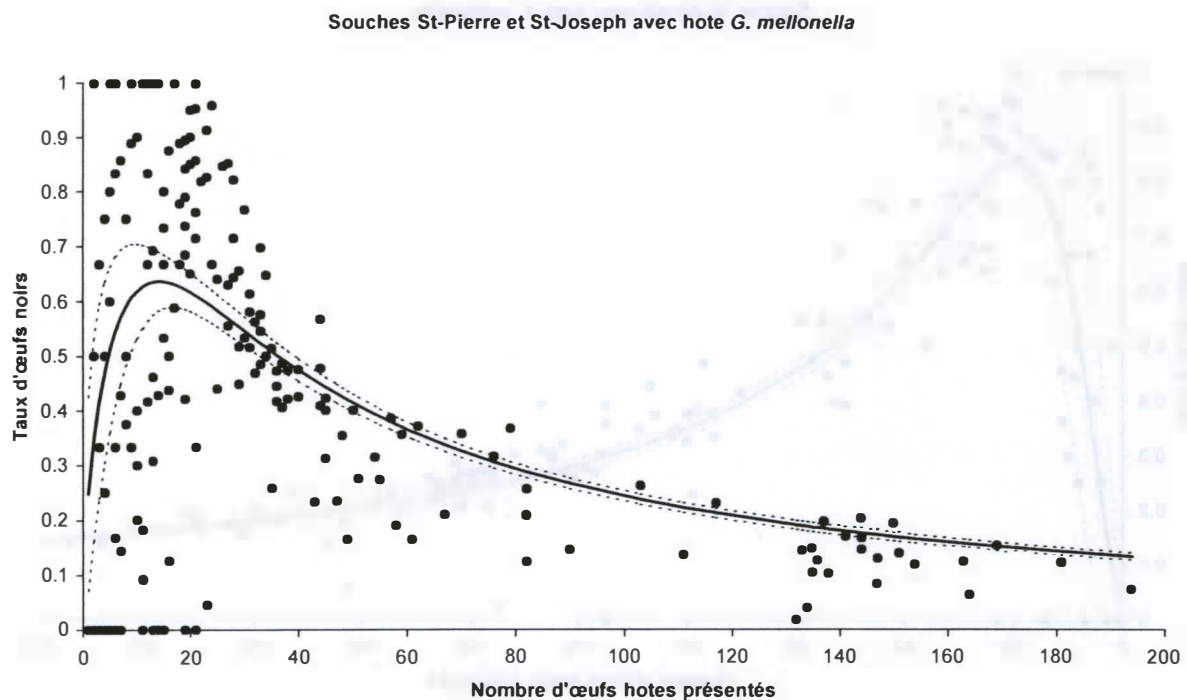
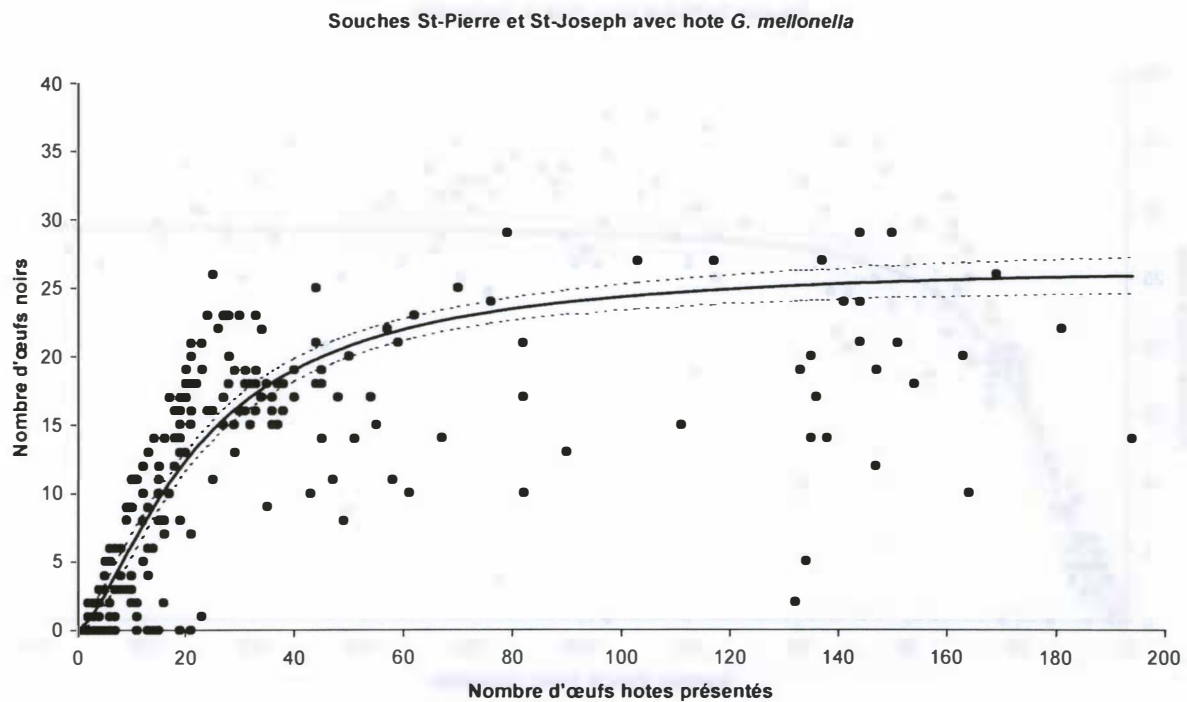


Figure 18 (1/3) - Réponse fonctionnelle des femelles de *T. chilonis* à la densité d'œufs hôtes : Souches St-Pierre et St-Joseph avec l'hôte de substitution *G. mellonella* : nombre d'œufs noirs observés (en haut), et taux correspondant (en bas), et modèle de type 3 (courbe continue, pointillé : intervalle de confiance à 95%) ajusté aux données (points).

.../...

.../...

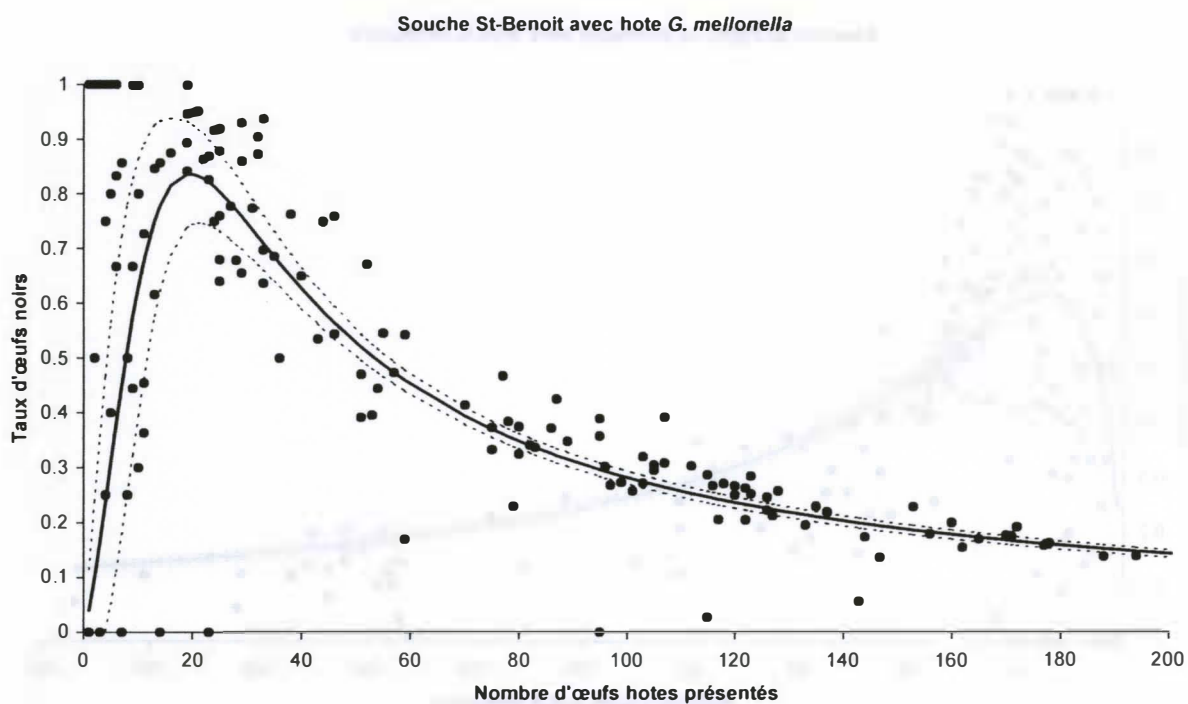
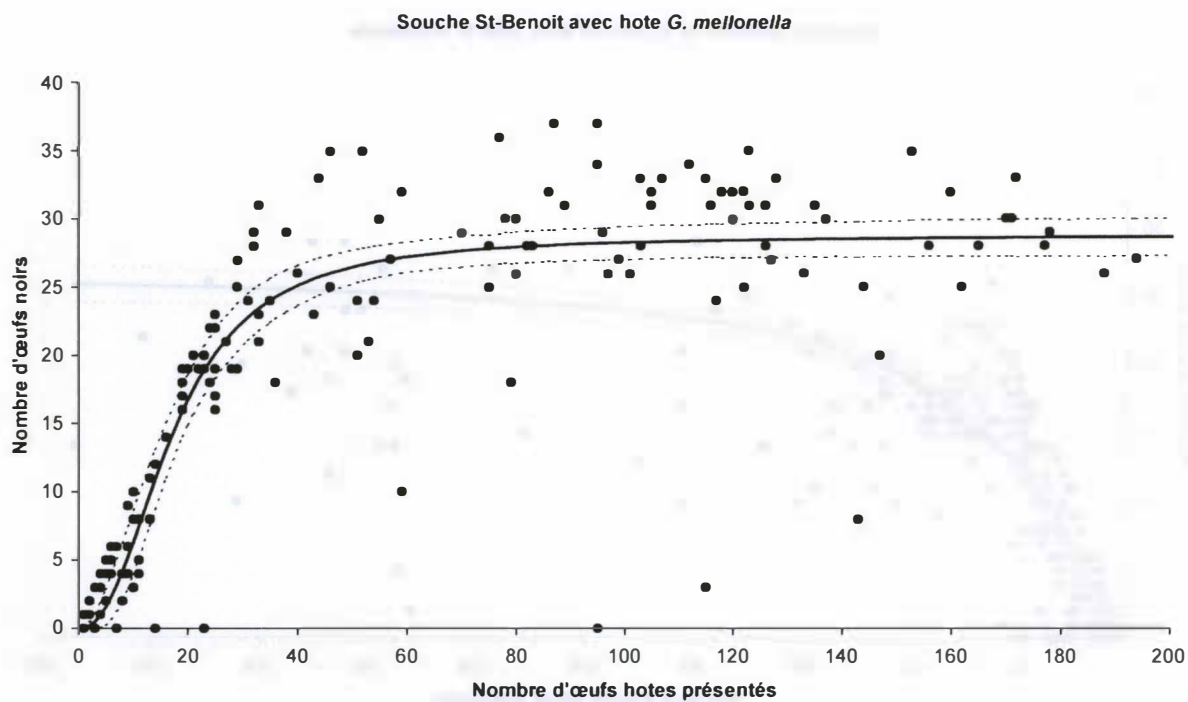


Figure 18 (2/3) - Réponse fonctionnelle des femelles de *T. chilonis* à la densité d'œufs hôtes : Souche St-Benoît avec l'hôte de substitution *G. mellonella* : nombre d'œufs noirs observés (en haut), et taux correspondant (en bas), et modèle de type 3 (courbe continue, pointillé : intervalle de confiance à 95%) ajusté aux données (points).

.../...

.../...

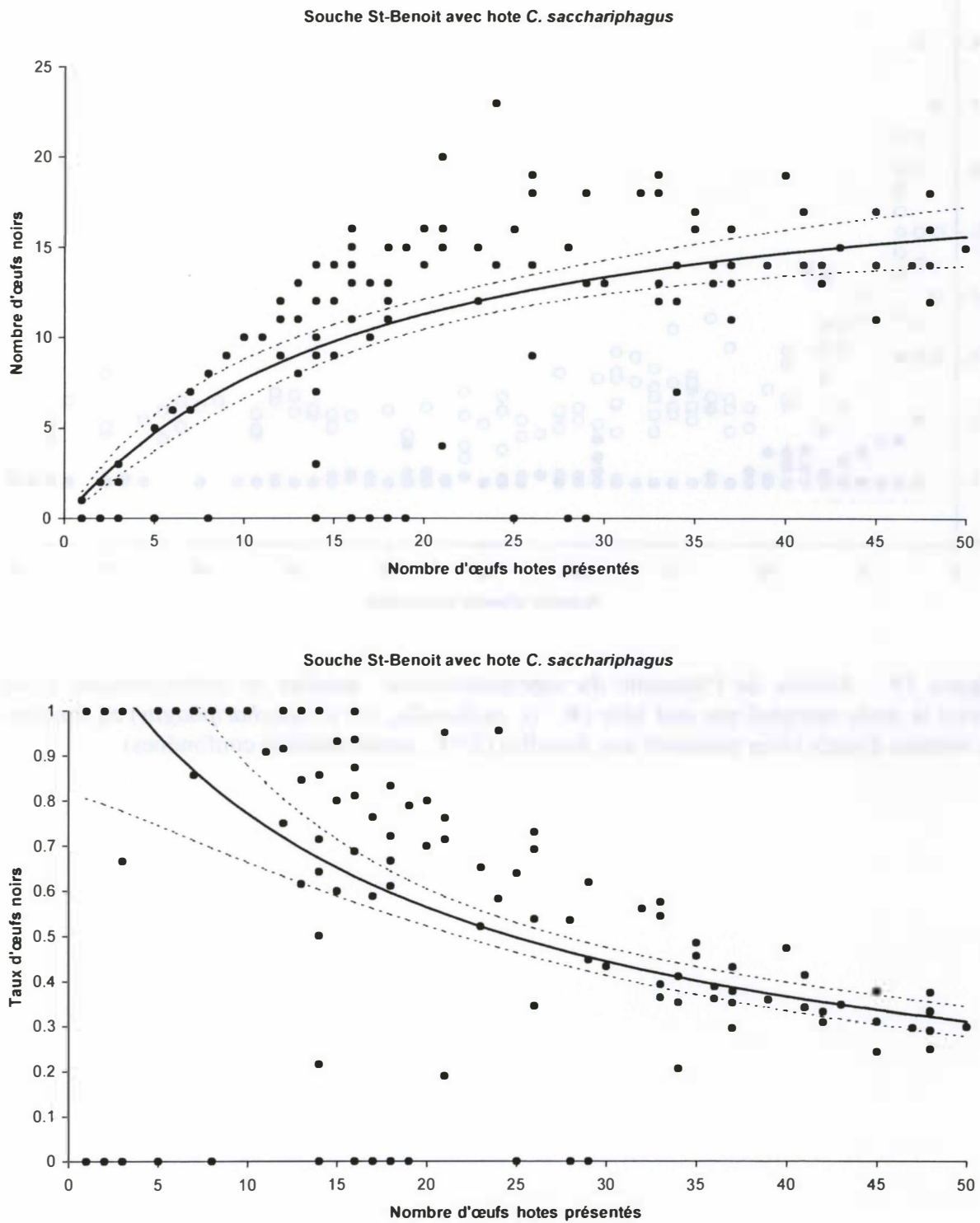


Figure 18 (3/3) - Réponse fonctionnelle des femelles de *T. chilonis* à la densité d'œufs hôtes : Souche St-Benoît avec l'hôte naturel *C. sacchariphagus* : nombre d'œufs noirs observés (en haut), et taux correspondant (en bas), et modèle de type 2 (courbe continue, pointillé : intervalle de confiance à 95%) ajusté aux données (points).

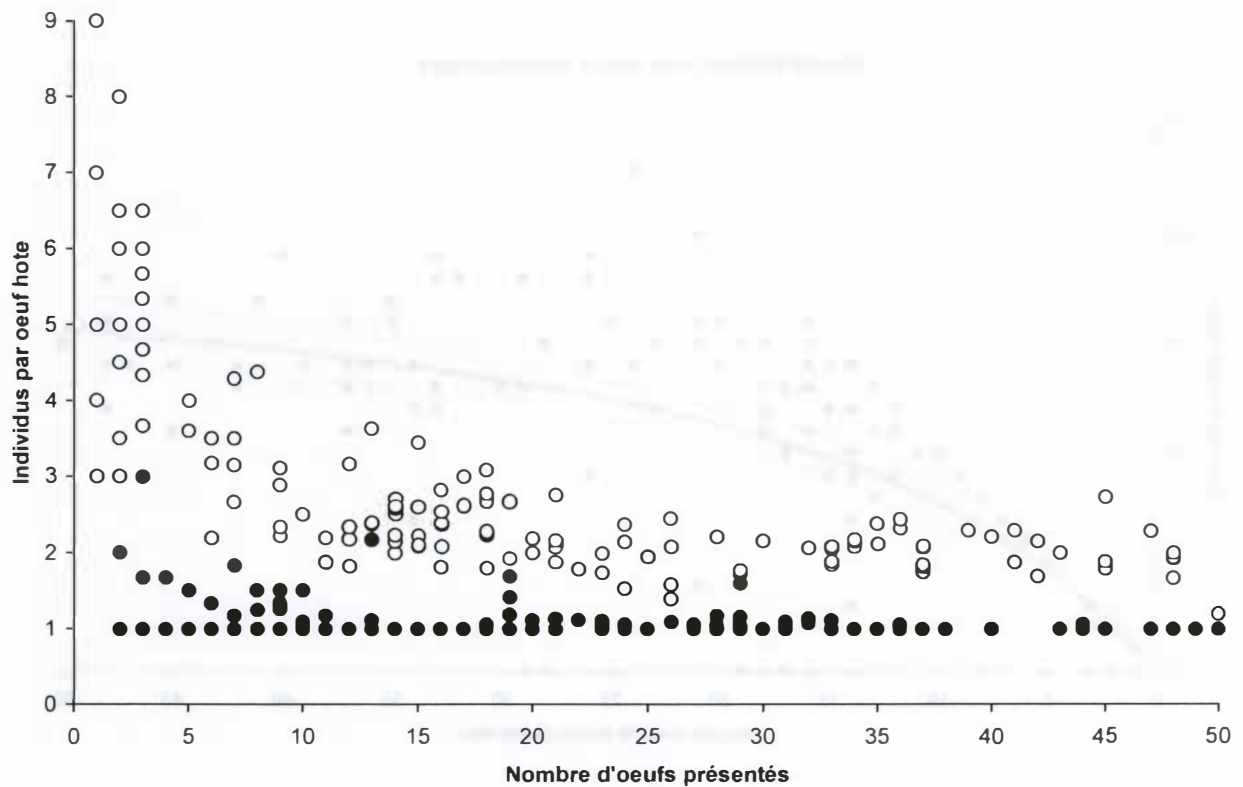


Figure 19 – Mesure de l'intensité du superparasitisme : nombre de trichogrammes ayant atteint le stade nymphal par œuf hôte (● : *G. mellonella*, ○ : *C. sacchariphagus*) en fonction du nombre d'œufs hôtes présentés aux femelles (25°C, toutes souches confondues).

covariable. Lorsque le facteur souche a un effet significatif, les différentes souches sont comparées par le test de Tukey ($p=0.05$). Les analyses sont réalisées avec le logiciel S-Plus™.

5.3. Résultats :

5.3.1. Ajustement du modèle de Holling :

Comparaisons entre les souches avec l'hôte *G. mellonella* :

Le modèle correspondant à une réponse fonctionnelle de type 3 a été retenu pour les trois souches (souche St-Benoît - type 2 (e.s.=5.96) vs. type 3 (e.s.=5.49) : $F_{1,159}=29.68$, $p<0.001$; souche St-Joseph - type 2 (e.s.=4.70) vs. type 3 (e.s.=4.22) : $F_{1,103}=25.52$, $p<0.001$; souche St-Pierre - type 2 (e.s.=4.80) vs. type 3 (e.s.=4.20) : $F_{1,136}=42.95$, $p<0.001$). Il n'y a pas de différence significative entre ces modèles ajustés pour les souches St-Joseph et St-Pierre ($F_{33,102}=0.96$, $p>0.05$). La valeur estimée du paramètre k de la réponse fonctionnelle de la souche St-Benoît est très significativement supérieure à celle estimée pour les souches St-Joseph et St-Pierre ($t_{348}=10.12$, $p<0.001$) (figure 18 - 1 et 2/3).

Effet de l'hôte sur la réponse fonctionnelle de la souche St-Benoît :

Le modèle de type 2 a été retenu pour la réponse fonctionnelle de la souche St-Benoît à la densité d'œufs de *C. sacchariphagus* (type 2 vs. Type 3 : $F_{1,138}=1.65$, $p>0.05$). Le modèle de type 3 est retenu (type 2 (e.s.=5.96) vs. Type 3 (e.s.=5.49) : $F_{1,159}=29.68$, $p<0.001$) pour la réponse fonctionnelle à la densité d'œufs de *G. mellonella*. La valeur estimée du paramètre k de la réponse fonctionnelle avec l'hôte *G. mellonella* est très significativement supérieure à celle estimée avec l'hôte *C. sacchariphagus* ($t_{165}=3.03$, $p<0.01$) (figure 18 - 3/3).

Les valeurs des paramètres (\pm e.s.) pour les modèles ajustés sont présentées dans le tableau ci-dessous. Seuls les traitements statistiquement différents sont représentés.

Souche	St-Benoît	St-Benoît	St-Pierre et St-Joseph
Hôte	<i>C. sacchariphagus</i>	<i>G. mellonella</i>	<i>G. mellonella</i>
k	20.96 ± 2.45	28.72 ± 0.75	18.81 ± 0.63
s	17.17 ± 4.74	17.32 ± 1.13	14.20 ± 0.75
α	fixé à 1	2.31 ± 0.33	2.79 ± 0.36

5.3.2. Taux d'émergence, sex-ratio et nombre d'individus par œuf hôte :

Le taux d'émergence des adultes dépend significativement de la souche de trichogramme ($F_{2,479}=56.5$, $p<0.001$). Les taux d'émergence sont significativement différents entre chaque souche; le taux est maximal chez la souche St-Benoît (St-Benoît vs. St-Pierre : test de Tukey, $p<0.05$) et minimal chez la souche St-Joseph (St-Pierre vs. St-Joseph : test de Tukey, $p<0.05$). Le taux d'émergence des adultes obtenus est significativement supérieur avec *C. sacchariphagus* par rapport à celui mesuré avec *G. mellonella* ($F_{1,479}=93.4$, $p<0.001$). Ces effets sont par ailleurs modulés (interaction) par le nombre d'œufs hôtes présentés qui a également un effet très significatif sur le taux d'émergence des adultes (nombre d'œufs : $F_{1,479}=59.1$, $p<0.001$; souche \times nombre d'œufs : $F_{2,479}=8.44$, $p<0.001$; hôte \times nombre d'œufs : $F_{1,479}=245.6$, $p<0.001$).

Seule la souche de trichogramme à un effet significatif sur la sex-ratio des individus émergés ($F_{2,435}=3.90$, $p<0.05$). La population émergée de la souche St-Pierre a une sex-ratio significativement inférieure à celle mesurée pour les deux autres souches (test de Tukey, $p<0.05$); il n'y a pas de différence de sex-ratio entre ces deux dernières (test de Tukey, $p>0.05$).

Le nombre d'individus par œuf parasité diminue très significativement avec le nombre d'œufs présentées aux femelles de trichogramme ($F_{1,377}=17.23$, $p<0.001$). Ce nombre dépend également significativement de la souche testée ($F_{2,377}=141$, $p<0.001$); il est significativement différent pour les trois souches (test de Tukey, $p<0.05$), maximal chez la souche St-Benoît et minimal chez la souche St-Pierre. Il y a significativement plus d'individus dans les œufs de *C. sacchariphagus* que dans ceux de *G. mellonella* ($F_{2,377}=326.4$, $p<0.001$). Par ailleurs, l'effet de la souche et de l'hôte interagissent très significativement avec l'effet du nombre d'œufs présentés (souche \times nombre d'œufs : $F_{2,377}=8.44$, $p<0.001$; hôte \times nombre d'œufs : $F_{1,377}=245.60$, $p<0.001$). Cela indique que les trois souches ne répondent pas de la même façon à la variation de densité des œufs hôtes, et que cette réponse dépend de l'espèce hôte rencontrée. Dans le cas de la souche St-Benoît (figure 19), lorsque les œufs hôtes sont en excès (fortes densités), il y a en moyenne deux trichogrammes par œuf de *C. sacchariphagus* et un seul par œuf de *G. mellonella*. Ce nombre d'individus par hôte augmente lors que la densité d'hôtes proposés diminue, pour atteindre 6 à 9 par œuf de foreur, et deux (exceptionnellement trois) par œuf de *G. mellonella*, plus petit (figure 19).

5.4. Discussion :

Le choix de considérer un œuf attaqué comme un œuf noir facilite l'étude. Il est cependant possible que les œufs parasités ne deviennent pas tous noirs car les larves de trichogramme meurent avant la fin de leur développement. La solution serait d'observer en continu un trichogramme et de noter le nombre absolu d'œufs parasités, c'est-à-dire le nombre d'hôtes pénétrés par l'ovipositeur du trichogramme. Les parasitoïdes insèrent fréquemment leur ovipositeur dans un œuf sans pour autant y pondre. Ce rejet est basé sur l'évaluation de la qualité chimique de l'œuf hôte. L'hôte peut d'ailleurs survivre à cette insertion de l'ovipositeur. Ce genre de protocole est d'une telle lourdeur qu'il n'a pas été envisagé. Il est possible aussi qu'un œuf de trichogramme soit déposé dans un œuf-hôte sans qu'il se développe. Dans ce cas, un colorant tel que le bleu de toluidine permettrait de révéler tous les œufs de trichogrammes pondus, dans des œufs hôtes. Le nombre important de traitements ne permet pas d'envisager ce genre de tests. On considérera que la rareté de ce phénomène permet de ne prendre en compte que les œufs noirs sans que cela soit un handicap pour la fiabilité de la mesure de la réponse fonctionnelle.

Réponse fonctionnelle à la densité de l'hôte *G. mellonella* :

Sur *G. mellonella*, une réponse fonctionnelle de type 3 a été observée pour les trois souches de trichogrammes. Le type 3 correspond à une courbe de forme sigmoïde. Pour de très faibles densités d'œufs hôtes, aucun œuf parasité n'a été observé. Cette forme de la courbe pour de faibles densités s'explique généralement par une augmentation du taux de parasitisme avec la densité, puis une diminution de ce taux après une certaine densité.

Dans le cas des trichogrammes, une autre explication paraît plus adaptée. On parle de superparasitisme lorsque le nombre de trichogrammes pondus dans un œuf hôte est supérieur à la normale. Le développement larvaire peut alors échouer, ce qui expliquerait dans ce cas l'absence d'œuf parasité. Ce phénomène a d'autant plus de chances d'être observé que la densité d'œufs hôtes est faible. La femelle, confinée dans un tube en verre à proximité des

œufs hôtes, risque de reparasiter des œufs. De plus, l'aspect affaîssé de certains œufs hôtes dans ce cas indiquerait un parasitisme trop important.

En éliminant ces cas de superparasitisme, un modèle de type 2 devrait être observé (Rochat, 1997b).

Comparaisons entre les souches avec l'hôte *G. mellonella* :

La souche St-Benoît a le paramètre k le plus élevé. Cela signifie que cette souche est capable au laboratoire de parasiter un plus grand nombre d'hôtes en 24 heures. Cette information est intéressante pour l'évaluation des trois souches comme auxiliaires potentiels. Lors de lâchers inondatifs, l'efficacité des parasitoïdes pendant les 24 premières heures est capitale, car cette période est celle où leur action sera la plus efficace, les chances de survie du parasitoïde au delà étant réduites.

Effet de l'hôte sur la réponse fonctionnelle de la souche St-Benoît :

Le paramètre k est plus élevé sur *G. mellonella* que sur *C. sacchariphagus* à cause du nombre différent d'individus pondus par œuf, qui peut atteindre 2 pour les œufs de *G. mellonella* et 9 pour *C. sacchariphagus* lorsqu'il y a superparasitisme. Ce nombre est normalement de 1 pour les œufs de *G. mellonella* et de 2 pour les œufs de *C. sacchariphagus*.

La réponse fonctionnelle de type 2 sur les œufs de *C. sacchariphagus* peut s'expliquer par la taille plus grande de ces œufs, capables de contenir de 1 à 9 trichogrammes. Dans ce cas, un grand nombre de possibilités en terme de quantité d'œufs pondus s'offre à la femelle. Le superparasitisme est alors beaucoup plus rare que dans le cas où *G. mellonella* est l'espèce hôte. Pour de faibles densités, on observe beaucoup d'œufs parasités. Cette absence de superparasitisme se traduit sur la courbe de réponse fonctionnelle par une absence de forme sigmoïde.

Le taux d'émergence est plus élevé sur *C. sacchariphagus* que sur *G. mellonella*. L'explication est la même que celle évoquée pour les expériences de durée de développement (voir chapitre précédent).

Les sex-ratio des adultes émergés ne sont pas significativement différentes entre les deux espèces hôtes. Comme on observe un taux d'émergence plus faible sur *G. mellonella*, ces sex-ratio pourrait être en réalité différentes (mortalité différentielle des mâles et des femelles au cours du stade nymphal, masquant une différence de sex-ratio).

5.5. Conclusion :

Parmi les trois souches de trichogrammes testées, la souche St-Benoît présente un taux de parasitisme plus élevé au cours des 24 premières heures que les deux autres souches, lesquelles ne sont pas différentes. Une femelle de la souche St-Benoît parasite en moyenne 21 œufs de foreurs, ou 29 œufs de *G. mellonella*, le premier jour de sa vie à 25°C au laboratoire.

La réponse fonctionnelle des femelles de trichogrammes de la souche St-Benoît à la densité d'œufs de foreur est différente de celle à la densité d'œufs de l'hôte de substitution *G. mellonella*. Cette différence peut s'expliquer par la différence de taille des œufs, plus gros chez *C. sacchariphagus*.

6. Caractéristiques biologiques des adultes :

6.1. Introduction :

La mesure d'un ensemble de caractères biologiques des femelles, descripteurs de, ou liés à la démographie de la population, peut permettre de caractériser et de discriminer les populations d'individus qui constituent les trois souches. Ces caractères peuvent être globaux, comme le nombre total de descendants pondus par une femelle ou sa longévité, ou bien dépendre de l'âge de celle-ci, comme la probabilité de survie ou le sexe de la progéniture. Les caractères suivants ont été retenus :

- Le nombre total d'hôtes parasités par la femelle au cours de sa vie (exprimés en nombre d'œufs hôtes), et le nombre total de descendants adultes émergés de ces hôtes (exprimés en nombre d'individus);
- La durée de vie (= longévité) de la femelle, la durée de la période de ponte, et la durée de la période de ponte de femelles (exprimées en jours);
- La sex-ratio de la descendance du premier jour, la sex-ratio de la descendance jusqu'à l'arrêt de la ponte de femelles, et la sex-ratio de la descendance complète (exprimées en taux de mâles);
- Le taux d'émergence des descendants adultes.

Ces caractères seront mesurés d'une part chez des femelles des trois souches, élevées au laboratoire à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ avec l'hôte de substitution *G. mellonella*, à trois températures (20, 25, et 30°C) correspondant à la gamme de température d'application des lâchers inondatifs de trichogrammes. Ces caractères seront mesurés d'autre part chez des femelles des trois souches, élevées et testées au laboratoire avec l'hôte de substitution *G. mellonella* à trois températures représentatives du milieu naturel de la Réunion où peut être cultivé la canne à sucre. L'influence de l'hôte ne sera étudiée qu'à une seule température.

6.2. Matériel et méthodes :

6.2.1. Protocole :

Des trichogrammes femelles élevés à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ou à la température expérimentale, âgés de 12 à 24 heures, accouplés et nourris, sont placés, avec un peu de miel, dans des tubes individuels en verre (65×11 mm) fermés par du coton hydrophile. Les tubes en plastique sont proscrits, comme évoqué plus haut. Une plaquette de papier portant des œufs hôtes en excès (c'est-à-dire en nombre supérieur au paramètre k de la réponse fonctionnelle; par exemple plus de 50 œufs *G. mellonella*) est introduite dans chaque tube contenant une femelle. Les tubes sont placés dans des boîtes à sel ($70 \pm 1\%$ HR) à 20 ± 1 , 25 ± 1 , ou $30 \pm 0.1^\circ\text{C}$ (photopériode 12:12). Les plaquettes d'œufs hôtes sont renouvelées tous les jours jusqu'à la mort des femelles trichogrammes. Les plaquettes soumises chaque jour au parasitisme sont mises à incuber dans des tubes individuels en plastique (75×11 mm), fermés par du coton, placées dans les mêmes conditions (20 ± 1 , 25 ± 1 , ou $30 \pm 0.1^\circ\text{C}$, $70 \pm 1\%$ HR, photopériode 12:12) jusqu'à émergence des parasitoïdes adultes.

On note alors le nombre d'œufs noirs, le nombre d'œufs noirs dont des parasitoïdes sont émergés, le nombre d'adultes mâles et femelles émergés. A partir de ces observations journalières, on mesure ou calcule, pour chaque femelle testée, les paramètres biologiques retenus.

L'effet de la souche est testé en interaction avec l'effet de la température expérimentale (20, 25 ou 30°C) dans l'hôte *G. mellonella* uniquement. Pour des raisons de temps disponible, les souches St-Pierre et St-Joseph élevées à 20°C n'ont pu être testées à cette température. L'effet de l'hôte est testé uniquement à 25°C chez la souche St-Benoît élevée à 25°C avec *G. mellonella*.

6.2.2. Analyse des données :

Les effets de la souche de trichogramme (St-Benoît, St-Pierre, St-Joseph), de la température (20, 25, 30°C), et de l'espèce hôte (*G. mellonella* vs. *C. sacchariphagus*), sur chacun des caractères mesurés, sont testés par analyse de variance. Préalablement, les variables exprimant une durée sont normalisées en considérant leurs inverses ($x \rightarrow 1/x$); les taux sont normalisés par la transformation $x \rightarrow \arcsin(\sqrt{x})$ (Statistical Science, 1993). Lorsque l'interaction du facteur souche avec le facteur température a un effet significatif, une analyse de variance à un facteur (souche ou température) est réalisée pour chacune des modalités de l'autre facteur (température ou souche, respectivement) de façon à décrire complètement l'interaction. Les différences entre niveaux d'un facteur significatif sont testées par un test de Tukey ($p=0.05$). Toutes les analyses sont réalisées à l'aide du logiciel S-Plus™ (Statistical Science, 1993).

6.3. Résultats :

6.3.1. Effet de l'hôte (souche St-Benoît) :

Le nombre total d'œufs noirs est supérieur lorsque des œufs de *C. sacchariphagus* sont proposés par rapport à des œufs de *G. mellonella* ($F_{1,66}=9.03$, $p<0.01$), de même que le nombre de descendants adultes émergés ($F_{1,55}=12.33$; $p<0.001$) (figure 20).

Le taux d'émergence des descendants adultes est en revanche inférieur avec des œufs de *C. sacchariphagus* par rapport à des œufs de *G. mellonella* ($F_{1,66}=18.32$, $p<0.001$) (figure 20).

La longévité des trichogrammes femelles est supérieure avec des œufs de *C. sacchariphagus* par rapport à celle mesurée avec des œufs de *G. mellonella* ($F_{1,68}=25.13$, $p<0.01$), de même que la durée de la période de ponte ($F_{1,68}=14.55$, $p<0.001$). La durée de la période de ponte de femelles n'est pas significativement différente avec les deux hôtes ($F_{1,50}=2.64$, $p>0.05$) (figure 20).

Les sex-ratios de la descendance du premier jour et de la période de ponte de femelles ne sont pas significativement différentes avec les deux espèces d'hôtes (premier jour : $F_{1,49}=0.027$, $p>0.05$; période de ponte de femelles : $F_{1,49}=0.20$, $p>0.05$). La sex-ratio totale est par contre significativement supérieure avec des œufs de *C. sacchariphagus* par rapport à celle mesurée avec des œufs de *G. mellonella* ($F_{1,49}=9.35$, $p<0.01$) (figure 20).

6.3.2. Effet de la température expérimentale sur les caractéristiques biologiques des trois souches élevées à 25°C (hôte *G. mellonella*) :

Fécondité :

Le nombre total d'œufs parasités dépend très significativement de la souche de trichogramme ($F_{2,281}=57.7$, $p<0.001$), de la température ($F_{2,281}=40.5$, $p<0.001$) et de l'interaction de ces deux facteurs ($F_{4,281}=9.38$, $p<0.001$). Le nombre d'hôtes parasités tend à augmenter avec la température, sauf chez la souche St-Joseph, où ce taux est maximal à 25°C

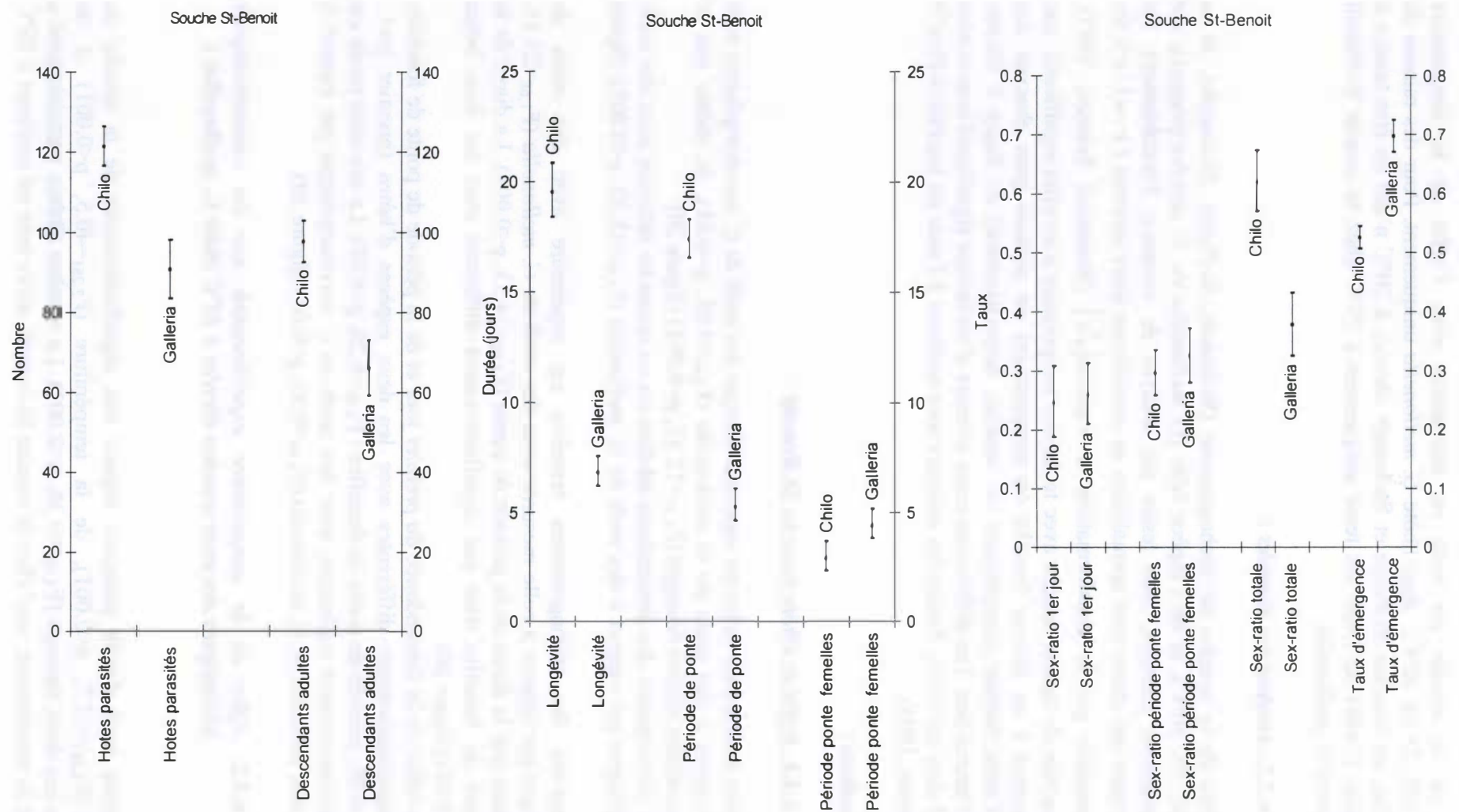


Figure 20 – Caractéristiques démographiques globales des femelles de la souche St-Benoît de *Trichogramma chilonis* élevées à 25°C avec des œufs de *Galleria mellonella* et testée à 25°C avec des œufs de *G. mellonella* ou de *C. sacchariphagus*.

($F_{2,95}=33.83$; $p<0.001$). Parmi les trois souches, les femelles de la souche St-Benoît sont celles qui parasitent le plus d'hôtes. Le nombre d'œufs parasités est plus élevé à 30°C qu'à 20 et 25°C (test de Tukey, $p<0.05$) chez cette souche. De la même façon, les femelles de la souche St-Pierre parasitent plus d'hôtes à 25 et 30°C qu'à 20°C (test de Tukey, $p<0.05$) (figure 21 - 1/3).

Le nombre de descendants adultes émergés dépend également significativement de la souche ($F_{2,257}=72.5$, $p<0.001$) et de la température ($F_{2,257}=23.0$, $p<0.001$), sans interaction ($F_{4,257}=1.97$, $p>0.05$). Le nombre de descendants adultes est supérieur pour la souche St-Benoît par rapport aux deux autres souches à 20°C ($F_{2,87}=43.53$, $p<0.001$), 25°C ($F_{2,78}=7.72$, $p<0.001$) et 30°C ($F_{2,92}=63.07$, $p<0.001$) (figure 21 - 1/3).

Taux d'émergence des descendants adultes :

Le taux d'émergence dépend significativement de la souche ($F_{2,244}=8.79$, $p<0.001$) et de la température ($F_{2,244}=25.1$, $p<0.001$) et de l'interaction des deux ($F_{3,244}=6.62$, $p<0.001$). Ce taux tend à diminuer avec l'augmentation de la température, sauf chez la souche St-Benoît où ce taux est maximal à 25°C ($F_{2,116}=14.61$; $p<0.001$). Les individus de la souche St-Benoît parasitent à 20°C plus que ceux de la souche St-Pierre ($F_{1,59}=4.16$; $p\leq 0.05$), à 25°C plus que ceux de la souche St-Pierre, mais autant que ceux de la souche St-Joseph ($F_{2,91}=9.62$; $p<0.001$) et à 30°C autant que ceux de St-Pierre et St-Joseph ($F_{2,94}=0.99$; $p>0.05$) (figure 21 - 3/3).

Sex-ratio :

La sex-ratio des descendant du 1^{er} jour augmente significativement avec la température expérimentale ($F_{2,247}=4.77$, $p<0.01$), mais ne dépend pas de la souche de trichogramme ($F_{2,247}=0.418$, $p>0.05$) (figure 21 - 3/3).

La sex-ratio des descendants de la période de ponte de femelles dépend au contraire de la souche ($F_{2,216}=8.88$, $p<0.001$) mais pas de la température ($F_{2,216}=0.769$, $p>0.05$). Chez la souche St-Joseph, elle est supérieure à celle mesurée chez les deux autres souches (test de Tukey, $p>0.05$) (figure 21 - 3/3).

La sex-ratio totale des adultes émergés dépend également de la souche de trichogramme ($F_{2,217}=5.29$, $p<0.01$). Elle est plus élevée chez la souche St-Joseph (test de Tukey, $p<0.05$) et ne dépend pas de la température expérimentale ($F_{2,217}=2.29$, $p>0.05$) (figure 21 - 3/3).

Longévité et durée de ponte :

La longévité des adultes dépend significativement de la souche de trichogramme ($F_{2,285}=7.41$, $p<0.001$) et de la température expérimentale ($F_{2,285}=10.2$, $p<0.001$). Pour toutes les souches, les femelles vivent plus longtemps à 20°C qu'à 30°C (test de Tukey, $p<0.05$). A 25°C, les femelles de la souche St-Benoît ont une longévité inférieure à celle mesurée pour les femelles des deux autres souches à cette température (test de Tukey, $p<0.05$) (figure 21 - 2/3).

L'effet de la température sur la durée de période de ponte dépend significativement de la souche considérée ($F_{4,284}=3.16$, $p<0.05$). Chaque souche présente une réponse différente à la température pour ce caractère, mais il n'y a pas d'effet distinct de la souche de trichogramme ($F_{2,284}=2.04$, $p>0.05$) ni de la température ($F_{2,284}=1.62$, $p>0.05$) (figure 21 - 2/3).

La durée de période de ponte de femelles dépend significativement de la souche de trichogramme ($F_{2,224}=3.38$, $p<0.05$), significativement plus courte chez la souche St-Benoît (test de Tukey, $p<0.05$), et de la température ($F_{2,224}=5.39$, $p<0.01$). Pour toutes les souches, on

Effet de la température expérimentale

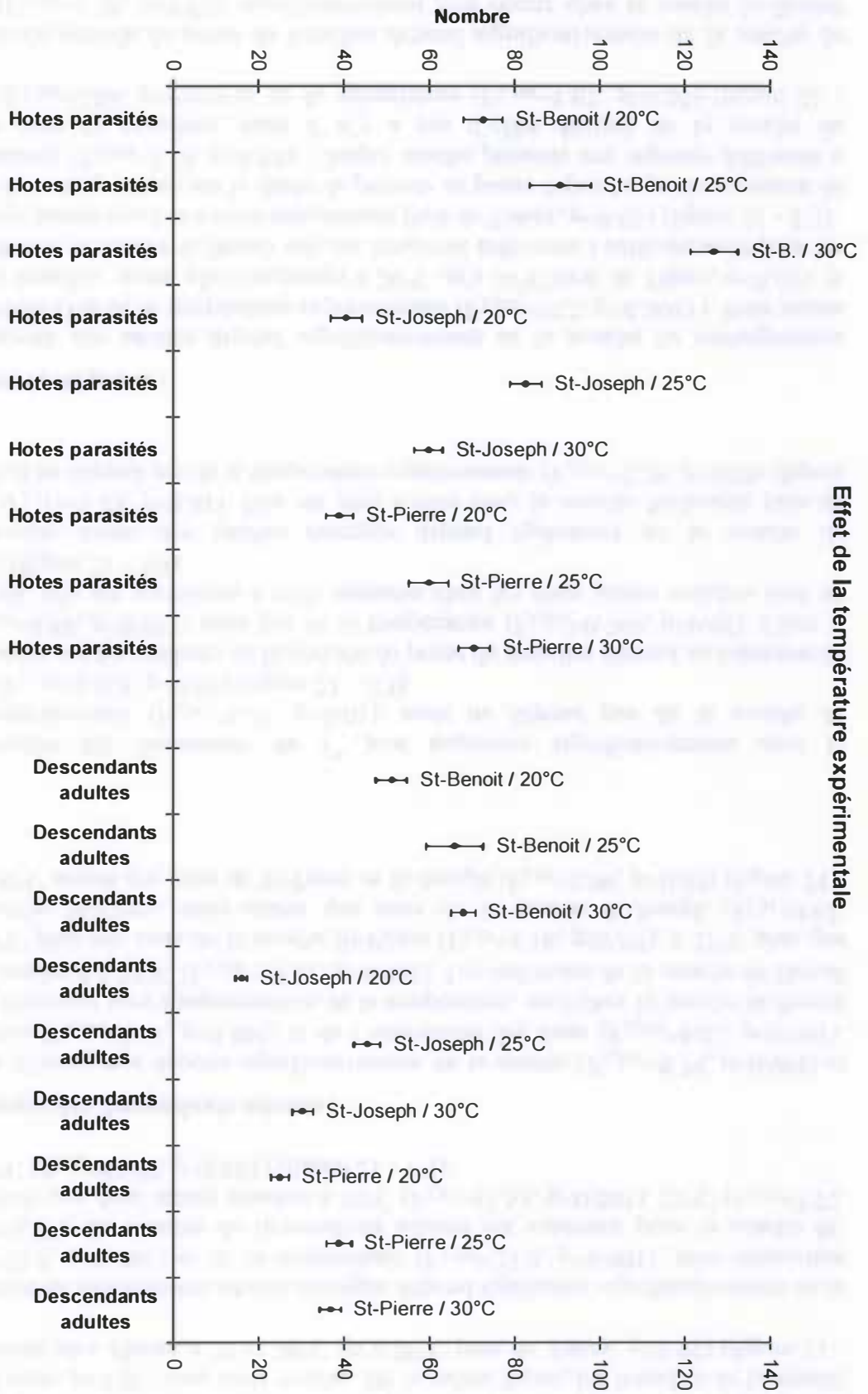


Figure 21 (1/3) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoit, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées à 25°C avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : nombre d'hôtes parasités et nombre de descendants adultes émergés.

Effet de la température expérimentale

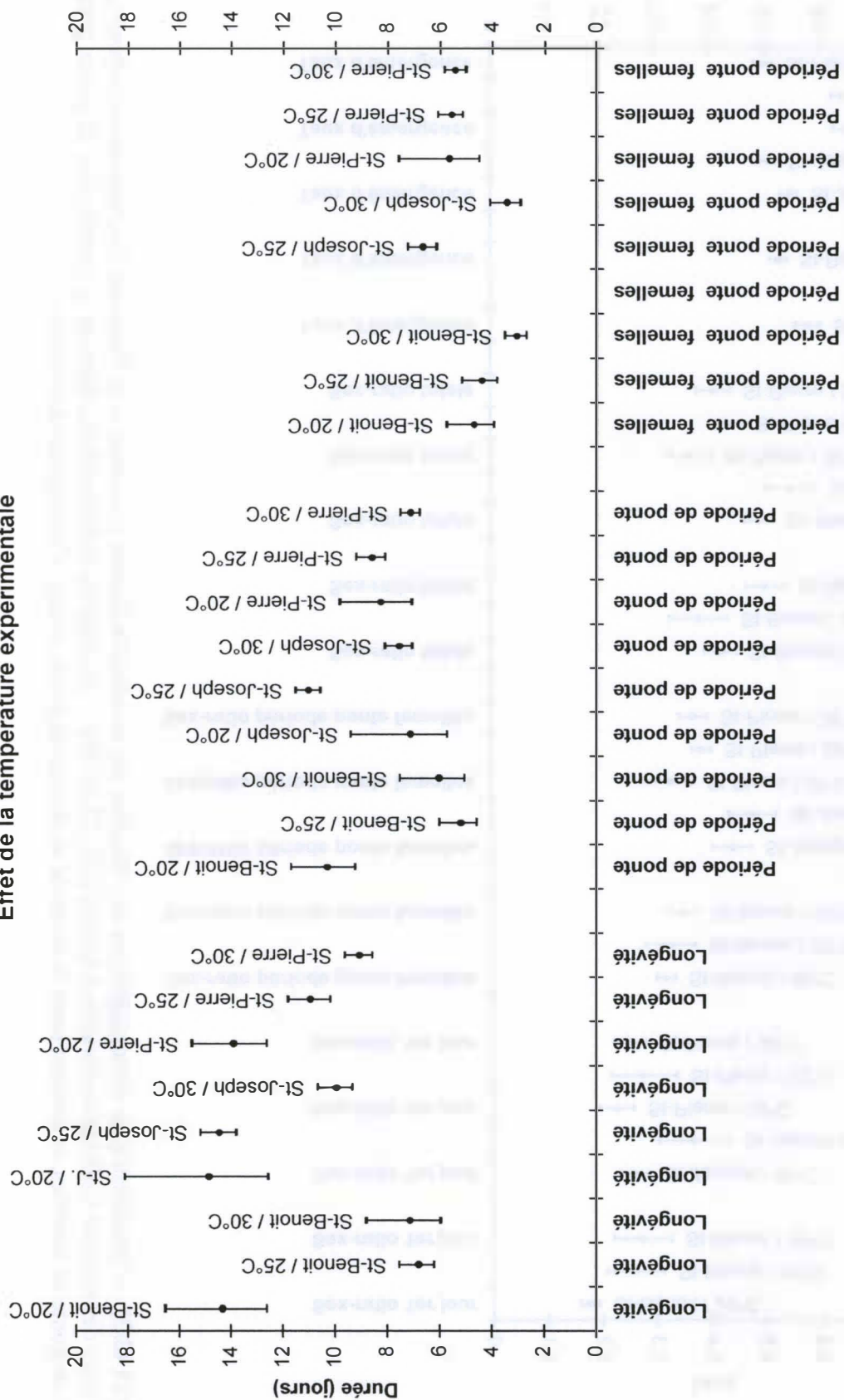


Figure 21 (2/3) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées à 25°C avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : longévité, durée de la période de ponte et durée de la période de ponte de femelles.

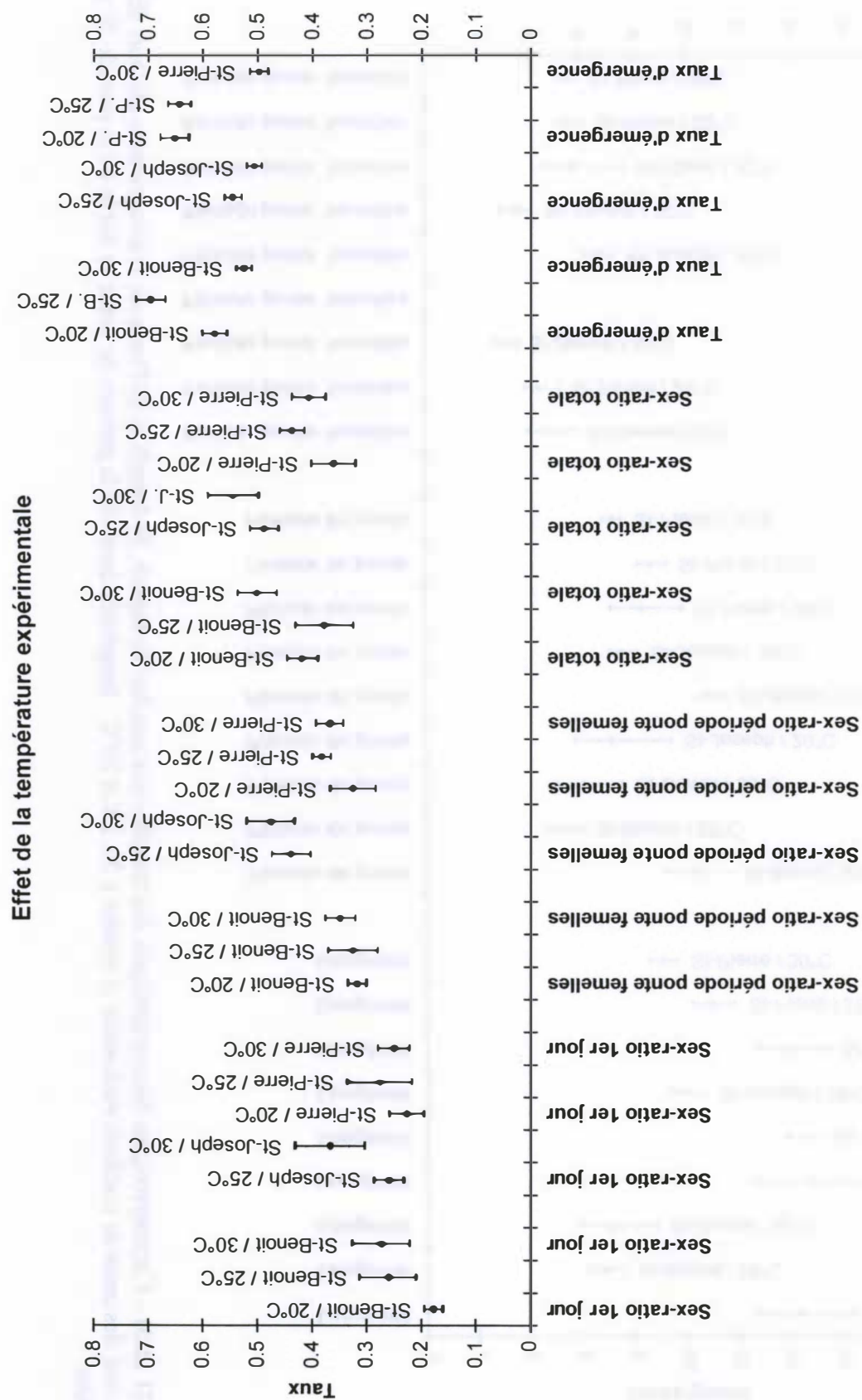


Figure 21 (3/3) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées à 25°C avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : sex-ratio de la descendance déposée le premier jour de ponte, pendant la période de ponte de femelles, et pendant toute la durée de la période de ponte, et taux d'émergence des adultes.

observe une légère diminution de la durée de la période de ponte de femelles avec la température (figure 21 - 2/3).

6.3.3. Effet de la température sur les caractéristiques biologiques des trois souches (hôte *G. mellonella*):

Fécondité :

Le nombre total d'œufs parasités dépend très significativement de la souche de trichogramme ($F_{2,202}=29.6$, $p<0.001$), de la température ($F_{2,202}=3.18$, $p<0.05$), et de l'interaction entre ces deux facteurs ($F_{2,202}=5.65$, $p<0.01$). En effet, les femelles de la souche St-Benoît parasitent significativement plus d'hôtes que celles des deux autres souches à toutes les températures testées (test de Tukey, $p<0.05$), mais de plus, ce nombre d'œufs parasités augmente avec la température chez la souche St-Benoît, alors qu'il diminue chez les deux autres souches (figure 22 - 1/3).

De la même façon, le nombre de descendants adultes émergés est significativement supérieur chez la souche St-Benoît ($F_{2,188}=48.9$, $p<0.001$) et diminue significativement avec la température ($F_{2,188}=5.80$, $p<0.01$) (figure 22 - 1/3).

Taux d'émergence des descendants adultes :

Le taux d'émergence dépend significativement de la souche ($F_{2,201}=43.2$, $p<0.001$), plus élevé chez la souche St-Benoît (test de Tukey, $p<0.05$), et de la température ($F_{2,201}=13.7$, $p<0.001$); ce taux diminue quand la température augmente (figure 22 - 3/3).

Sex-ratio :

La sex-ratio des descendants du premier jour ne dépend que de la température ($F_{2,178}=4.65$, $p<0.05$) et augmente avec celle-ci chez les trois souches.

La sex-ratio des descendants de la période de ponte de femelles dépend de la souche ($F_{2,181}=5.16$, $p<0.01$), de la température ($F_{2,181}=5.19$, $p<0.01$), et de l'interaction des deux ($F_{2,181}=4.52$, $p<0.05$). En effet, la sex-ratio des descendants de la période de ponte de femelles est plus élevée chez la souche St-Joseph, et elle augmente avec la température chez la souche St-Benoît, alors qu'elle diminue chez les autres souches (figure 22 - 3/3).

De la même façon, la sex-ratio de la population de descendants émergés dépend significativement de la souche ($F_{2,179}=10.6$, $p<0.001$), de la température ($F_{2,179}=4.12$, $p<0.05$), et de l'interaction des deux ($F_{2,179}=4.52$, $p<0.05$). La sex-ratio est maximale chez la souche St-Joseph, augmente avec la température chez la souche St-Benoît et diminue avec la température chez la souche St-Pierre (figure 22 - 3/3).

Longévité et durée de la période de ponte :

La longévité des trichogrammes dépend significativement de la souche ($F_{2,210}=3.78$, $p<0.05$), de la température ($F_{2,210}=9.44$, $p<0.001$) et de l'interaction de ces deux facteurs ($F_{2,210}=7.77$, $p<0.001$). A 25°C, les femelles de la souche St-Benoît a une longévité inférieure à celles de la souche St-Pierre, inférieure à celles de la souche St-Joseph (test de Tukey, $p<0.05$). La longévité des femelles des souches St-Joseph et St-Pierre diminue significativement avec l'augmentation de la température (test de Tukey, $p<0.05$). Celles de la souche St-Benoît ont une longévité maximale à 20°C (test de Tukey, $p<0.05$), et minimale à 25°C, quoique pas significativement différente de celle observée à 30°C (figure 22 - 2/3).

La durée de la période de ponte dépend significativement de la température ($F_{2,209}=3.83$, $p<0.05$) et de l'interaction souche \times température ($F_{2,209}=8.21$, $p<0.001$). A 25°C, les femelles de la souche St-Benoît pondent moins longtemps que celles des deux autres

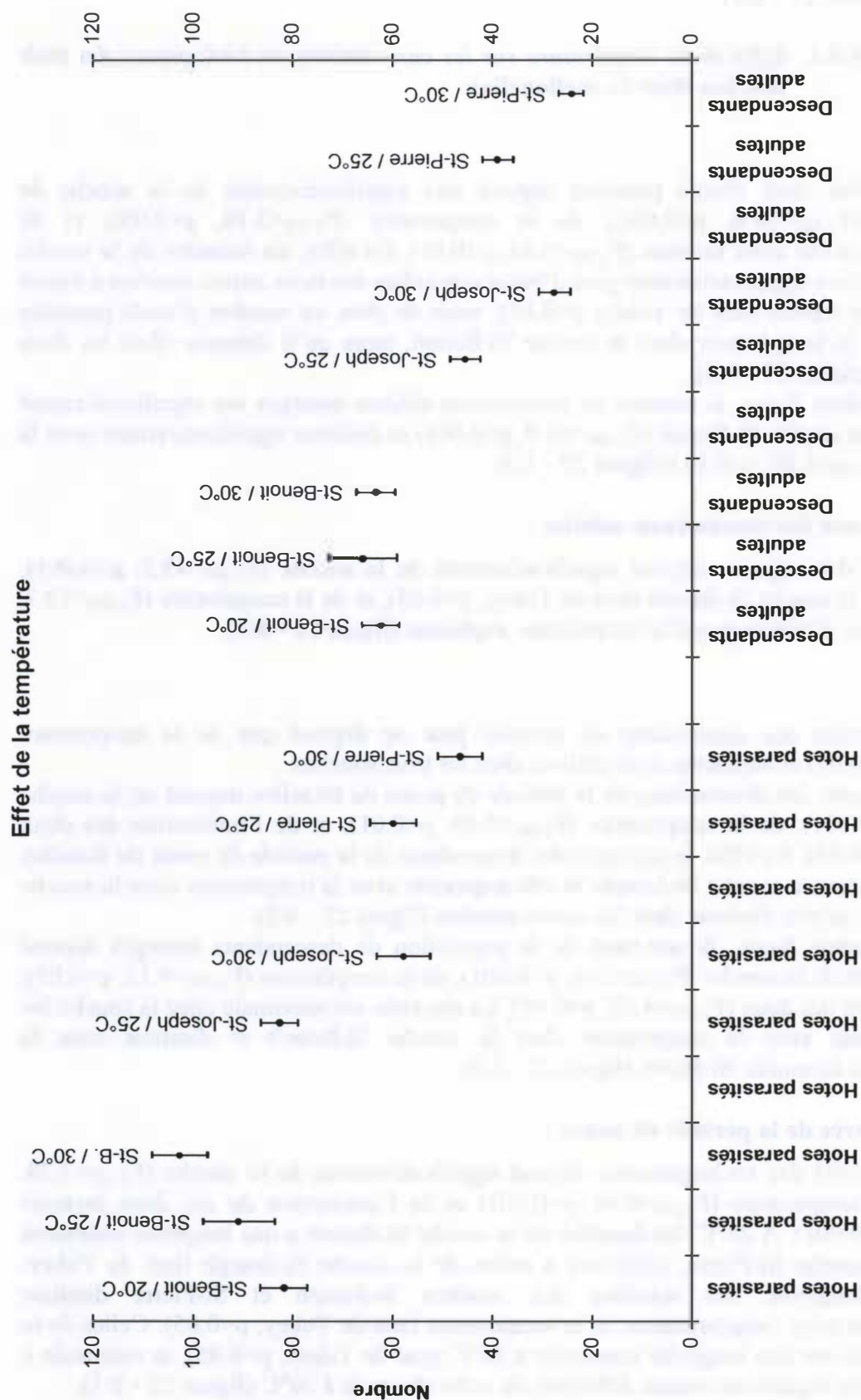


Figure 22 (1/3) – Caractéristiques démographiques globales des femelles des souches St-Benoit, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : nombre d'hôtes parasités et nombre de descendants adultes émergés.

Effet de la température

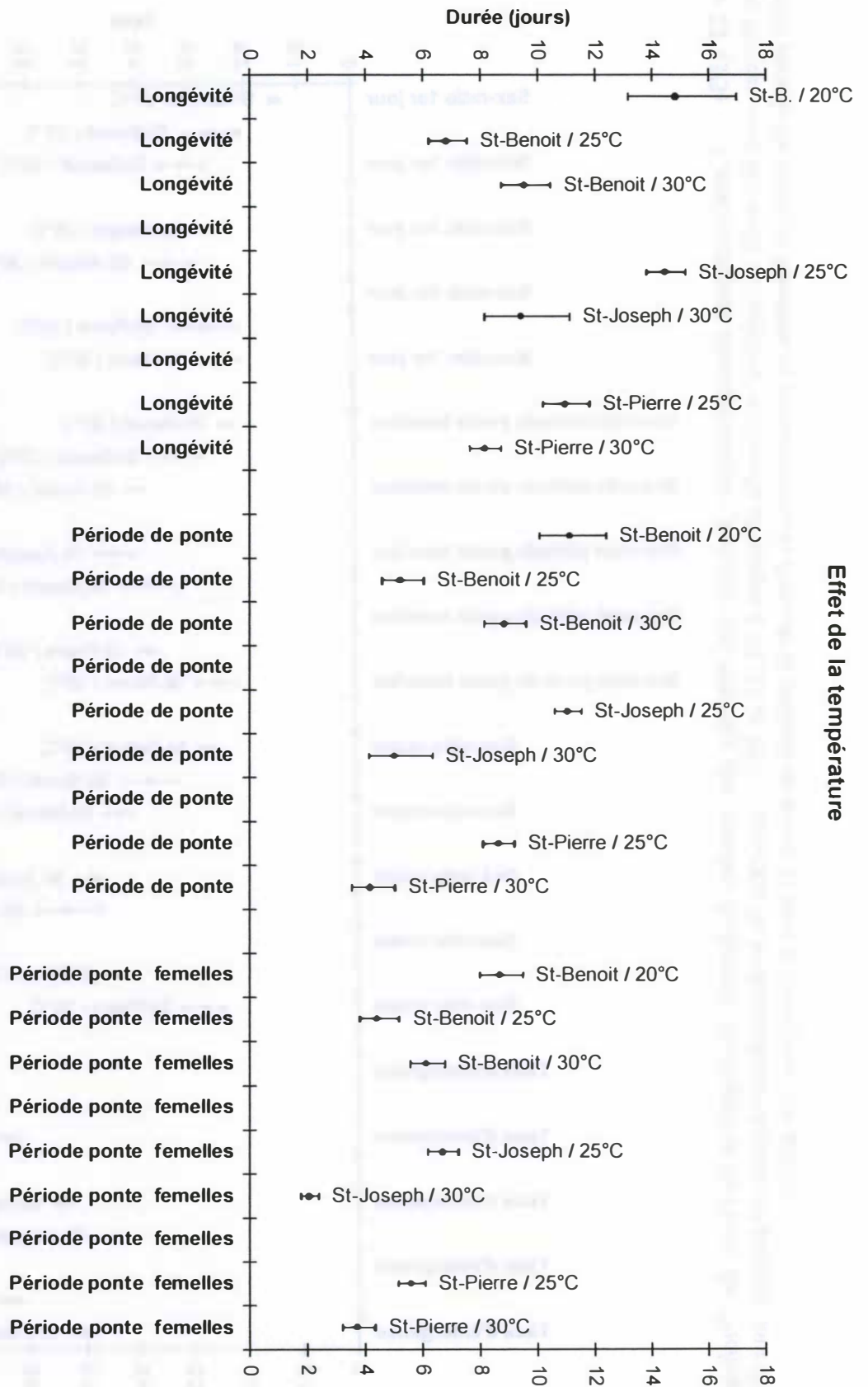
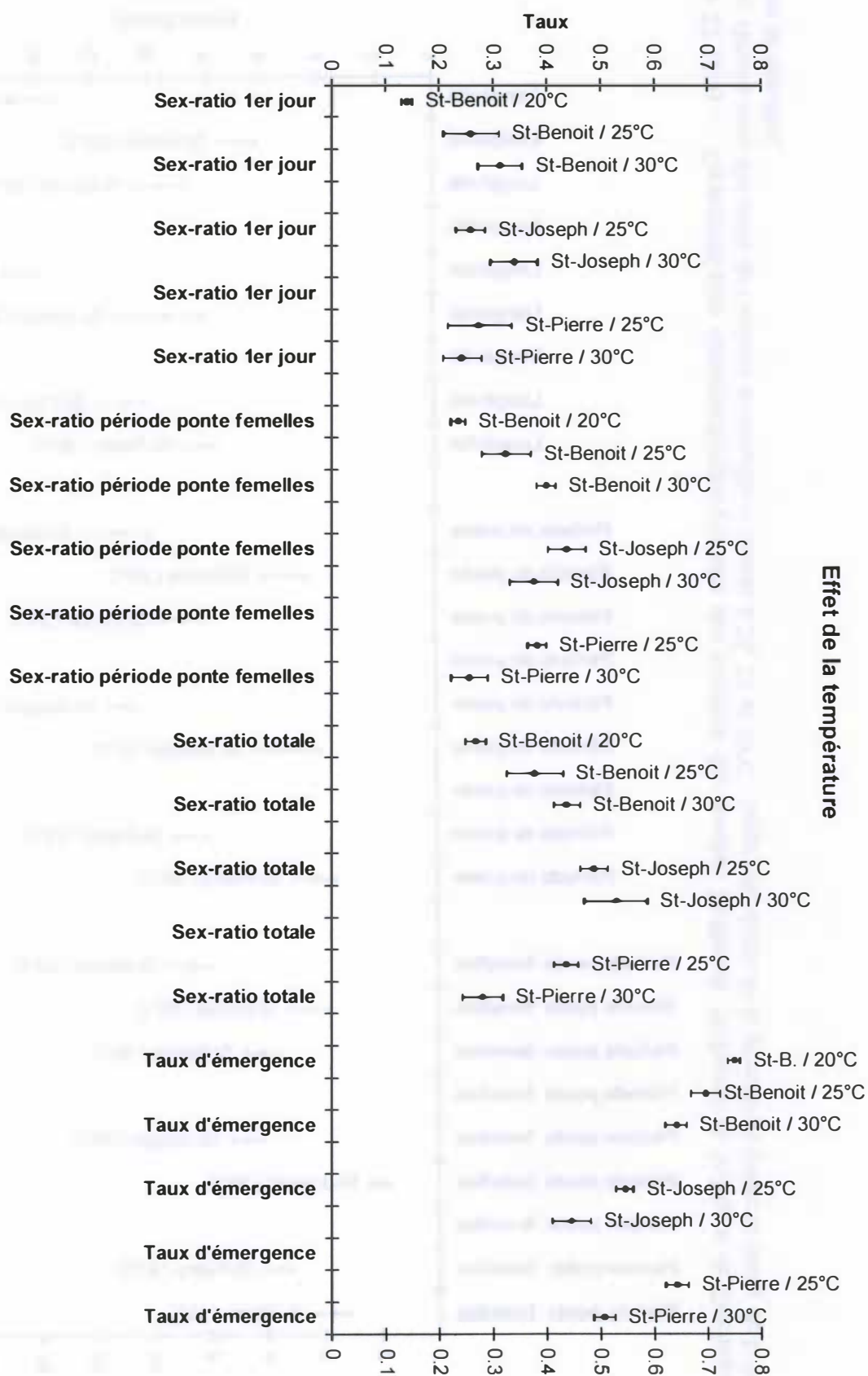


Figure 22 (2/3) – Caractéristiques démographiques globales des femelles des souches St-Benoit, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : longévité, durée de la période de ponte et durée de la période de ponte de femelles.

Figure 22 (3/3) – Caractéristiques démographiques globales des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : sex-ratio de la descendance déposée le premier jour de ponte, pendant la période de ponte de femelles, et pendant toute la durée de la période de ponte, et taux d'émergence des adultes.



souches (test de Tukey, $p < 0.05$). La durée de la période de ponte des femelles des souches St-Joseph et St-Pierre diminue significativement avec l'augmentation de la température (test de Tukey, $p < 0.05$). Celles de la souche St-Benoît ont une durée de la période de ponte maximale à 20°C (test de Tukey, $p < 0.05$) (figure 22 - 2/3).

De la même façon, la durée de la période de ponte de femelles dépend de la souche de trichogramme ($F_{2,187}=8.71$, $p < 0.001$), de température ($F_{2,187}=10.0$, $p < 0.001$), et de l'interaction de ces deux facteurs ($F_{2,187}=16.2$, $p < 0.001$). Cette durée est plus longue chez la souche St-Benoît et plus courte chez la souche St-Pierre. Elle diminue lorsque la température augmente. Chez la souche St-Benoît, la durée est maximale à 20°C, et minimale à 25°C, même si la seule différence significative existe entre les durées à 20 et 25°C (test de Tukey, $p < 0.05$). Les femelles des souches St-Joseph et St-Pierre ont des durées de période de ponte de femelles qui diminuent entre 25 et 30°C (test de Tukey, $p < 0.05$) (figure 22 - 2/3).

6.4. Discussion :

6.4.1. Effet de l'hôte :

Pour expliquer la longévité des femelles trichogramme plus grande en présence d'œufs de *C. sacchariphagus* qu'avec des œufs de *G. mellonella*, on peut émettre l'hypothèse selon laquelle les trichogrammes utilisent ses hôtes non seulement pour y pondre, mais aussi comme source de nourriture. Ce genre de comportement a souvent été observé chez les Hyménoptères parasitoïdes (Godfray, 1994), qui peuvent soit consommer l'hémolymphe qui exsude d'une blessure d'ovopositeur, soit effectuer une incision supplémentaire afin de faciliter sa consommation. Dans ce cas, des différences de composition de l'hémolymphe des œufs selon l'espèce hôte pourraient avoir des conséquences sur la physiologie des femelles, ce qui expliquerait les caractéristiques biologiques différentes.

Cette longévité accrue, quand des œufs de *C. sacchariphagus* sont proposés, expliquerait la fécondité supérieure. L'espèce *T. chilonis* étant pro-ovogénique, on peut supposer que la durée de vie plus courte, lorsque *G. mellonella* constitue l'espèce présentée, ne permettrait pas le dépôt par la femelle de tout son stock d'œufs. A sa mort il lui resterait encore des œufs dans ses ovaires. Une autre possibilité est la résorption des œufs dans les ovarioles dans le cas où des œufs de *G. mellonella* sont proposés aux trichogrammes. En effet, si on suppose toujours que les œufs de *C. sacchariphagus* sont de qualité nutritionnelle supérieure, un déficit de nutriments dans le cas où *G. mellonella* est l'espèce hôte engendrerait ce phénomène pour recycler les œufs afin de fournir de l'énergie et des nutriments.

Le taux d'émergence moins élevé sur *C. sacchariphagus* par rapport à *G. mellonella* est en revanche plus difficile à expliquer et contredit les résultats des expériences de durée de développement et de réponse fonctionnelle. Il faut cependant prendre ce résultat avec précaution, car, vers la fin de l'expérience, les œufs de *C. sacchariphagus* utilisés avaient un aspect desséché, ce qui aurait pu biaiser les résultats. Un œuf desséché aurait moins de chance d'héberger un développement complet du trichogramme, ce qui expliquerait un taux d'émergence plus faible dans ce cas.

Les sex-ratio ne sont pas significativement différentes selon l'hôte le premier jour et pendant la période de ponte de femelles. L'espèce utilisée *T. chilonis* dans cette étude est caractérisée par une reproduction arrhénotoque, c'est-à-dire que les œufs fécondés donnent naissance à des femelles diploïdes; les œufs non fécondés donnent naissance à des mâles, qui sont haploïdes. Une fois accouplée, la femelle dispose d'un stock de sperme fini, et ne peut féconder qu'un nombre limité d'œufs. Le nombre de femelles parmi la descendance ne dépend donc pas du type d'œuf hôte proposé aux femelles. La sex-ratio total supérieur sur *C. sacchariphagus* s'explique par le nombre d'adultes émergés, plus élevé dans ce cas. Une

fois tout le stock d'œuf fécondé pondu, la femelle dépose un grand nombre d'œuf non fécondé, ce qui abaisse la sex-ratio.

6.4.2. Effet de la température expérimentale :

Les résultats obtenus concernant les variations de fécondité avec la température concordent avec la biologie des insectes. Etant poïkilothermes, les trichogrammes ont un nombre d'hôtes parasités et de descendants émergés qui augmentent avec la température et passent par un maximum. De la même façon, la longévité diminue avec l'augmentation de la température. La souche St-Joseph se démarque particulièrement des deux autres, avec un optimum vers 25°C. L'explication de ces différences réside dans l'origine géographique de cette souche, une région d'altitude, plus fraîche que les régions d'origine des autres souches. Cette souche supporte donc mal au laboratoire une température de 30°C.

La sex-ratio des descendants augmente au cours de la vie de la trichogramme femelle. Cela s'explique par la mode de reproduction des trichogrammes. L'espèce utilisée *T. chilonis* dans cette étude est caractérisée par une reproduction arrhénotoque. Les œufs fécondés donnent naissance à des femelles diploïdes; les œufs non fécondés donnent naissance à des mâles, qui sont haploïdes. Une fois accouplée, la femelle dispose d'un stock de sperme fini, et ne peut féconder qu'un nombre limité d'œufs. Les œufs fécondés sont pondus au début de l'expérience, jusqu'à épuisement du sperme disponible. Ensuite, uniquement des mâles haploïdes sont produits. Ceci explique l'augmentation de la sex-ratio des descendants au cours du temps, de même que la durée de la période de ponte des femelles inférieure à la durée de la période de ponte totale.

Cette sex-ratio tend à augmenter avec la température, même si ce n'est pas toujours significative. Une explication possible serait une mortalité différentielle des larves de trichogrammes selon le sexe. Il est possible que les larves de trichogrammes aient des capacités à survivre qui varient avec la température et le sexe. Les femelles auraient une mortalité supérieure aux hautes températures (30°C), ce qui expliquerait l'augmentation de la sex-ratio avec la température. D'autres études confirment ce type de fléchissement aux températures élevées (Russo & Voegelé, 1982).

6.4.3. Effet de la température d'élevage :

Les effets observés de la température expérimentale sur les caractéristiques biologiques des femelles se retrouvent dans l'effet de la température d'élevage. Il existe cependant quelques différences. Les femelles de la souche St-Benoît élevées à 20°C parasitent plus d'œufs hôtes que celles élevées à 25°C et testées à 20°C. De même, les femelles de la souche St-Pierre élevées à 30°C parasitent moins que celles élevées à 25°C et testées à 30°C. L'explication serait une augmentation du coût métabolique de la respiration de l'insecte quand la température d'élevage augmente. L'énergie allouée à la respiration est perdue pour la construction de l'organisme et donc des gonades. On a remarqué que la taille de l'insecte élevé à 30°C est souvent inférieure à celle élevée à 20°C. Les trichogrammes utilisés dans cette étude sont des insectes pro-ovogéniques, c'est-à-dire, à l'émergence, l'adulte possède la totalité de son stock d'œufs. La constitution de ce stock se fait donc pendant le développement larvaire. L'adaptation de la souche St-Benoît pour la température de 20°C est intéressante pour son utilisation en lutte biologique, pour sa tolérance à cette température. La souche St-Pierre paraît mal supporter une température de 30°C, ce qui n'est favorable à son utilisation en lutte biologique.

6.5. Conclusion :

L'ensemble de ces expériences permet de mettre en valeur des caractéristiques intéressantes pour la lutte biologique concernant la souche de trichogramme St-Benoît. Elle possède une capacité à parasiter un plus grand nombre d'hôtes au cours de sa vie aux trois températures testées, et son sex-ratio reste faible. La souche St-Joseph, peu performante à 30°C, possède un ensemble de caractères peu favorable à son utilisation en lutte biologique, comme un taux de parasitisme le premier jour faible. La souche de trichogramme St-Pierre supporte mal les températures de 30°C.

7. Discussion et conclusion générales :

L'ensemble de ces expériences a permis de mettre en évidence plusieurs caractéristiques intéressantes concernant la souche de trichogramme St-Benoît :

La mesure réponse fonctionnelle à la densité d'hôtes sur l'hôte de substitution *G. mellonella* a montré un taux de parasitisme plus élevé que les deux autres souches.

Parmi les caractéristiques mesurées, la souche St-Benoît parasite le plus d'hôtes avec une meilleure tolérance aux variations de température dans la gamme 20-30°C que les deux autres souches. Le nombre d'adultes émergés est également supérieur.

Une seule souche de trichogrammes sera utilisée pour les lâchers inondatifs. Cette souche doit donc être capable de parasiter des œufs hôtes sur une large gamme de température. La souche St-Benoît est celle qui présente les meilleures caractéristiques pour pouvoir contrôler les populations de foreurs d'une manière efficace.

Chaque souche correspond à la descendance d'une ooplaque récoltée à un moment précis dans un site précis. On peut se demander si l'échantillon prélevé, à l'origine de la population de trichogrammes, est bien représentatif de la population et si par la suite aucun effet de goulot d'étranglement au laboratoire n'a modifié le potentiel des populations de trichogrammes.

L'étude sera poursuivie par une mesure de ces caractéristiques à d'autres températures (15, 35 et 40°C) afin de confirmer les tendances observées ici.

Bibliographie

- ACTA, 1999. Index phytosanitaire. *Association de Coordination Technique Agricole, Paris – France*. 598pp.
- Alba M.C. & B.R. Estioko, 1980. Potential bio-control agent against sugarcane stem borers found in Negro Island, Philippines. *ISSCAT Entomology 1980*. pp1821-1830.
- Ali A.D. & T.E. Reagan, 1985. Vegetation Manipulation Impact on Predator and Prey Populations in Louisiana Sugarcane Ecosystems. *Journal of Economical Entomology*, 78 : 1409-1414.
- Amaya Navarro M., 1982. Investigacion, utilizacion y resultados obtenidos en diferentes cultivos con el uso de *Trichogramma*, en Colombia sur America. *Les colloques de l'INRA*, 9 : 201-207.
- Anonyme, 1996. Livre vert – Table ronde sur la canne à sucre. Département de la Réunion, Conseil Général, St-Denis, Réunion, France. 162pp.
- Anonyme, 2001. Lettre des Industriels du Sucre de la Réunion, 10 : 3.
- Anunciada L. & J. Voegelé, 1982. L'importance de la nourriture dans le potentiel biotique de *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé et *T. nagarkattii* Voegelé et Pintureau (Hym. Trichogrammatidae) et l'oosorption dans les femelles en contention ovarienne. *Les colloques de l'INRA*, 9 : 79-84.
- Appert J., 1971. Les lépidoptères foreurs des graminées à Madagascar, aux Comores et aux Mascareignes. *L'agronomie tropicale*, 4 : 500-508.
- Ashley T.R. & D. Gonzalez, 1974. Effect of Various Food Substances on Longevity and Fecundity of *Trichogramma*. *Environmental Entomology*, 3 : 169-171.
- Basso C. & C. Morey, 1991. Biological control of the sugarcane borer *Diatraea saccharalis* Fabricius (Lepidoptera : Pyralidae) with *Trichogramma* spp. (Hymenoptera : Trichogrammatidae) in Uruguay. *Les colloques de l'INRA*, 56 : 165-169.
- Beaudemoulin P., 1997. L'horticulture réunionnaise. *Panorama agricole et sucrier de la Réunion 1988-1997*. ARTAS. pp198-200.
- Bigler F., 1994. Quality Control in *Trichogramma* Production. Hassan S.A. & E. Wajnberg (Eds) *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. pp93-111.
- Bleszynski S., 1969. The Taxonomy of the Crambine Moth Borers of Sugar Cane. Williams J.R., J.R. Metcalfe, R.W. Mungomery & R. Mathes (Eds) *Pests of Sugar Cane*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp11-59.
- Boivin G., 1996. Evolution et diversité des insectes parasitoïdes. *Antennae*, sp : 6-12.
- Boivin G., 1999. La recherche sur les entomophages : état de la situation. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 35 : 348-355.
- Boldt P.E., 1974. Temperature, Humidity, and host : Effect on Rate of Search of *Trichogramma evanescens* and *T. minutum* auctt. (not Riley, 1871). *Annals of Entomological Society of America*, 67 : 706-708.
- Brenière J., 1962. Les trichogrammes parasites de *Proceras sacchariphagus*, Borer de la canne à sucre, à Madagascar. *Bulletin de l'Institut de Recherches Agronomiques de Madagascar*, 7 : 1-42.
- Brenière J., 1965. Les trichogrammes parasites de *Proceras sacchariphagus* Boj. Borer de la canne à sucre à Madagascar – III Réalisation de l'élevage massal du Parasite. *Entomophaga*, 10 : 119-131.
- Brenière J., M. Betbeder-Matibet, J. Etienne & J. Rakotondrahaja, 1966. Une tentative d'introduction à la Réunion et à Madagascar de *Diatraeophaga striatalis* Townsend pour la lutte contre *Proceras sacchariphagus*, borer ponctué de la canne à sucre. *L'agronomie tropicale*, 3 : 361-384.
- Bouchier R.S. & S.M. Smith, 1996. Influence of environmental conditions and parasitoid quality on field performance of *Trichogramma minutum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80 : 461-468.
- Cabello T. & P. Vargas, 1986. The effect of temperature on the bionomics of *Trichogramma cordubensis* (Hym. : Trichogrammatidae). *Les colloques de l'INRA*, 43 : 155-164.

- Calvin D.D., M.C. Knapp, S.M. Welch, F.L. Poston & R.J. Elzinga, 1984. Impact of Environmental Factors on *Trichogramma pretiosum* Reared on Southwestern Corn Borer Eggs. *Environmental Entomology*, 13 : 774-780.
- Carnegie A.J.M., D.E. Conlong, D.Y. Graham, 1985. Recent introductions of parasitoids against *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera : Pyralidae). *Proceedings of the South African Sugar Technologists' Association*, pp160-163.
- Cerutti F. & F. Bigler, 1995. Quality assessment of *Trichogramma brassicae* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75 : 19-26.
- Charnov E.L. & Skinner S.W., 1982. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions. *Environmental Entomology*, 14 : 383-391.
- Charpentier L.J. & R. Mathes, 1969. Cultural Practices in Relation to Stalk Borer Infestations in Sugar Cane. Williams J.R., J.R. Metcalfe, R.W. Mungomery & R. Mathes (Eds) *Pests of Sugar Cane*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp163-174.
- Cônsoli F.L. & J.R.P. Parra, 1994. Parasism capacity of *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley reared in vitro and in vivo. *Les colloques de l'INRA*, 73 : 149-154.
- Cônsoli F.L. & J.R.P. Parra, 1995. Effects of constant and alternating temperatures on *Trichogramma galloi* (Hym., Trichogrammatidae) biology II.- parasitism capacity and longevity. *Journal of Applied Entomology*, 119 : 667-670.
- Cônsoli F.L. & J.R.P. Parra, 1996. Biology of *Trichogramma galloi* and *T. pretiosum* (Hymenoptera : Trichogrammatidae) Reared In Vitro and In vivo. *Entomological Society of America*, 89 : 828-834.
- Curl G.D. & P.P. Burbutis, 1977. The Mode of Overwintering of *Trichogramma nubilale* Ertle & David. *Environmental Entomology*, 6 : 629-632.
- DAF, 1997. Présentation de l'agriculture réunionnaise. *Panorama agricole et sucrier de La Réunion 1988-1997*. ARTAS. pp20-22.
- DeBach P., 1974. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press, London, United Kingdom. 323pp.
- D'Emmerez de Charmoy E., 1970. Génétique et Sélection. Fauconnier R. & D. Bassereau (Eds) *La canne à sucre*. G.-P. Maissonneuve & Larose, Paris, France. pp27-54.
- Eggleton P. & R. Belshaw, 1993. Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids : provisional phylogenetic explanations. *Biological Journal the Linnean Society*, 48 : 213-226.
- El-Haneidy A.H., M.S.T. Abbas, M.M. Embaby & M.A. Ewiese, 1995. Utilization of *Trichogramma evanescens* West. To control the lesser sugarcane borer, *Chilo agamemnon* Bles. In sugarcane fields in Egypt. 5 – An approach toward large scale release. *Les colloques de l'INRA*, 56 : 187-189.
- Etienne J., 1966. Canne à sucre. *Rapport annuel IRAT Réunion 1965*.
- Etienne J., 1971. Lutte contre les borers de la canne. *Rapport annuel IRAT Réunion 1971*, pp45-56.
- Etienne J., 1972. Lutte contre les borers de la canne. *Rapport annuel IRAT Réunion 1972*, pp41-58.
- Etienne J., 1973a. Lutte contre les borers de la canne. *Rapport annuel IRAT Réunion 1973*, pp61-69.
- Etienne J., 1973b. Lutte biologique et aperçu sur les études entomologiques ces dernières années à la Réunion. *L'Agronomie Tropicale*, 28 : 683-387.
- Etienne J., 1974. Lutte contre les borers de la canne. *Rapport annuel IRAT Réunion 1974*, pp39-44.
- Etienne J., 1975. Canne à sucre. *Rapport annuel IRAT Réunion 1975*, pp37-43.
- Etienne J. & D. Fournier, 1977. Lutte contre les borers de la canne. *Rapport annuel IRAT Réunion 1977*, pp17-19.
- Fauconnier R. & D. Bassereau, 1970. *La canne à sucre*. G.-P. Maissonneuve & Larose, Paris, France. pp468.
- Fleury F. & M. Boulétreau, 1993. Effects of temporary host deprivation on the reproductive potential of *Trichogramma brassicae*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 68 : 203-210.
- Frandon J. & F. Kabiri, 1998. La lutte biologique contre la Pyrale du maïs avec les trichogrammes. Evolution de la technique pour une utilisation à grande échelle. *Courrier de l'environnement*.

- Godfray H.C.J., 1994. *Parasitoids – Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, USA. pp367.
- Goebel R., 1995. Opération de lutte intégrée contre les ravageurs de la canne à sucre (ver blanc et foreurs). *Rapport annuel CIRAD 1995 – Réunion / Filière canne à sucre*, pp85-92.
- Goebel R., 1999. *Caractéristiques biotiques du foreur de la canne à sucre Chilo sacchariphagus (Bojer, 1856) (Lepidoptera : Pyralidae) à l'île de la Réunion. Facteurs de régulation de ses populations et conséquences pour la lutte contre ce ravageur*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse. pp228.
- Goebel R. & D.E. Conlong, 2001. Rapport de mission au Mozambique du 27 au 29 mars 2001 – Etude d'une faisabilité d'un contrôle biologique du foreur ponctué de la canne à sucre *Chilo sacchariphagus* Bojer (Lep.: Pyralidae) sur le complexe sucrier de Mafambisse. *SASEX-CIRAD*. 11pp.
- Goebel R., E. Fernandez, J.-M. Begue & C. Alauzet, 1999a. Prédation par *Pheidole megacephala* (Fabricius) (Hym. : Formicidae) des œufs de *Chilo sacchariphagus* (Bojer) Lep. : Pyralidae, foreur de la canne à sucre à l'île de la Réunion. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 35 : 440-442.
- Goebel R., E. Fernandez, R. Tibere & C. Alauzet, 1999b. Dégâts et pertes de rendement sur la canne à sucre dus au foreur *Chilo sacchariphagus* (Bojer) à l'île de la Réunion (Lep. Pyralidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 35 : 476-481.
- Goebel R., E. Fernandez, J.M. Beugue, R. Tibere & C. Alauzet, 2000. Predation and varietal resistance as important components of integrated protection of the sugarcane stem borer *Chilo sacchariphagus* (Bojer) (Lepidoptera: Pyralidae) in Réunion. *Proceedings of the IV ISSCT Sugarcane Entomology Workshop, International Society of Sugar Cane Technologists, Brisbane, Australia*. pp51-56.
- Goebel R., E. Tabone, J. Rochat & E. Fernandez, 2001. Biological control of the sugarcane stem borer *Chilo sacchariphagus* (Lep : pyralidae) in Réunion Island : new research and perspective with the use of egg parasitoid *Trichogramma chilonis* Ishii (Hym. : trichogrammatidae). *Proceedings of the 75th SASTA Congress, July 31 – Aug. 3, 2001, Durban, South Africa. In press*.
- Gou Xueqi, 1988. Bionomics of *Trichogramma ostriniae* Pang et Chen. *Les colloques de l'INRA*, 43 : 191-195.
- Greathead D.J., 1971. *A review of biological control in the ethiopian region*. Commonwealth Institute of Biological Control, Technical Communication n°5. 162pp.
- Hassan S.A., 1994. Strategies to select *Trichogramma* species for Use in Biological Control. Hassan S.A. & E. Wajnberg (Eds) *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. pp55-71.
- Holling C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91 : 385-398.
- Holling C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Canadian Entomological Society*, 48 : 3-86.
- Landais I., P. Chavigny, C. Castagnone, J. Pizzol, P. Abad & F. Vanlerberghe-Masutti, 2000. Characterization of a highly conserved satellite DNA from the parasitoid wasp *Trichogramma brassicae*. *Gene*, 255 : 65-73.
- Li-Ying Li, 1994. Worldwide Use of *Trichogramma* for Biological Control on Different Crops : A Survey. Hassan S.A. & E. Wajnberg (Eds) *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. pp37-53.
- Long W.H., 1969. Insecticidal Control of Moth Borers of Sugar Cane. Williams J.R., J.R. Metcalfe, R.W. Mungomery & R. Mathes (Eds) *Pests of Sugar Cane*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp149-161.
- Manickavasagam S., P. Baskaran & B. Ramesh, 1995. Does the host availability regulates the fecundity and longevity of *Trichogramma*? *Les colloques de l'INRA*, 73 : 91-94.
- Manjunath T.M., 1972. Biological studies on *Trichogrammatoidea armigera* Nagaraja, a new dimorphic egg parasite of *Heliothis armigera* (Hübner) in India. *Entomophaga*, 17 : 131-147.
- McDougall S.J. & N.J. Mills, 1997. The influence of hosts, temperature and food sources on the longevity of *Trichogramma platneri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83 : 195-203.

- Metcalfe J.R., 1969. The Estimation of Loss Caused by Sugar Cane Moth Borers. Williams J.R., J.R. Metcalfe, R.W. Mungomery & R. Mathes (Eds) *Pests of Sugar Cane*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp62-69.
- Metcalfe J.R. & J. Brenière, 1969. Egg Parasites (*Trichogramma* spp.) for Control of Sugar Cane Moth Borers. Williams J.R., J.R. Metcalfe, R.W. Mungomery & R. Mathes (Eds) *Pests of Sugar Cane*. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. pp81-115.
- Météo-France, 1994. *Bulletin climatologique annuel -1994*. Météo-France, Réunion, France. 102pp.
- Morin B., 2000. *Nature de la résistance variétale de la canne à sucre au ravageur Chilo sacchariphagus Bojer (Lepidoptera : Pyralidae). Etude de la résistance de la variété R 570 par rapport à la variété R 579, variétés cultivées à la Réunion*. Rapport de fin d'études, ESAP & CIRAD, Toulouse, France. 98pp.
- Murdoch W.W., 1973. The functional response of predators. *Journal of Applied Ecology*, **10** : 335-342.
- Nagarkatti S., 1979. Experimental comparaison of laboratory-reared vs. wild-type *Trichogramma chilonis* (Hym. : Trichogrammatidae) II. Tolerance of non-optimal temperatures. *Entomophaga*, **24** : 417-421.
- Nagarkatti S. & H. Nagaraja, 1977. Biosystematics of *Trichogramma* and *Trichogrammatoidae* species. *Annual Review of Entomology*, **22** : 157-176.
- Nordlund D.A., 1994. Habitat Location by *Trichogramma*. Hassan S.A. & E. Wajnberg (Eds) *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. pp155-163.
- ONU, 2000. *World Population Prospects – The 2000 Revision*. 21 pp.
- Padmavathi Ch. & A.V.N. Paul, 1998. Saturated hydrocarbons as kairomonal source for the egg parasitoid, *Trichogramma chilonis* Ishii (Hym., Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology*, **122** : 29-32.
- Pak G.A. & E.R. Oatman, 1982. Biology of *Trichogramma brevicapillum*. *Entomologia experimentalis et applicata*, **32** : 61-67.
- Pak G.A. & T.G. van Heiningen, 1985. Behavioural variation among strains of *Trichogramma* spp.: Adaptability to field-temperature conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **38** : 3-13.
- Parra J.R.P. & O.Jr. Sales, 1994. Biology of *Trichogramma galloi* reared on natural and factitious hosts under different temperatures and relative humidities. *Les colloques de l'INRA*, **73** : 95-99.
- Parra J.R.P., R.A. Zucchi, S. Silveira Neto & M.L. Haddad, 1990. Biology and thermal requirements of *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. distinctum* Zucchi, on two alternative hosts. *Les colloques de l'INRA*, **56** : 81-84.
- Pavlik J., 1990. The oviposition activity of *Trichogramma* spp. The effect of temperature. *Les colloques de l'INRA*, **56** : 85-87.
- Pinto J.D. & R. Southamer, 1994. Systematics of the *Trichogrammatidae* with emphasis on *Trichogramma*. Hassan S.A. & E. Wajnberg (Eds) *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. pp1-36.
- Pinto F. & J. Tavares, 1990. Longevity and parasitic capacity of the azorean type of *Trichogramma cordubensis* Vargas & Cabello (Hym., Trichogrammatidae). *Les colloques de l'INRA*, **56** : 89-91.
- Pintureau B. & M. Babault, 1982. Comparaisons des enzymes chez 10 souches de *Trichogramma* (Hym. Trichogrammatidae). *Les colloques de l'INRA*, **9** : 31-44.
- Pintureau B., M. Babault & J. Voegelé, 1981. Etude de quelques facteurs de variation de la fécondité chez *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé (Hym. Trichogrammatidae). *Agronomie*, **1** : 315-322.
- Pham Binh Quyen, Nguyen Tai Tuong & Nguyen Van San, 1995. Results of utilization of *Trichogramma chilonis* for biological control of sugarcane stem borers. *Les colloques de l'INRA*, **73** : 125-126.
- Pompanon F. & P. Fouillet, 1995. Emergence rhythms and protandry in relation to daily patterns of locomotor activity in *Trichogramma* species. *Evolutionary Ecology*, **9** : 467-477.
- Rao V.P. & H. Nagaraja, 1969. *Sesamia* as Pests of Sugar Cane. Williams J.R., J.R. Metcalfe, R.W. Mungomery & R. Mathes (Eds) *Pests of Sugar Cane*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp207-223.
- Raunet M., 1991. *Le milieu physique et les sols de l'île de la Réunion*. CIRAD Ed. 438pp.

- Riley C.V., 1893. Parasitic and predaceous insects in applied entomology. *Annual Review of Entomology*, 3 : 1-156.
- Rochat J., 1997a. Delay effects in aphid-parasitoid systems: consequences for evaluating biological control species and their use in augmentation strategies. *Entomophaga*, 42, 201-213.
- Rochat J., 1997b. *Modélisation d'un système hôte-parasitoïde en lâcher inoculatif: application au couple Aphis gossypii – Lysiphlebus testaceipes en serre de concombre*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard – Lyon I, Lyon, France. 228pp.
- Rochat J., 2001. Entomologie / Canne à Sucre. *CIRAD Rapport annuel 2000*. Sous presse.
- Rochat J. & A.P. Gutierrez, 2001. Weather-mediated regulation of olive-scale by two parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 70 : 476-490.
- Rochat J., R. Goebel, E. Tabone, J.M. Bègue, E. Fernandez, R. Tibère, J.C. Gauvin & B. Vercambre, 2001. Integrated control of the spotted stalk borer *Chilo sacchariphagus* (Lepidoptera, Pyralidae) in Reunion Island. *Proceedings of the 75th SASTA Congress, July 31 – Aug. 3, 2001, Durban, South Africa*. In press.
- Romeis J., T.G. Shanower & C.P.W. Zebitz, 1997. Acceptance and suitability of ultraviolet-irradiated *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lep., Noctuidae) eggs for *Trichogramma chilonis* Ishii (Hym., Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology*, 121 : 441-446.
- Romeis J., T.G. Shanower & C.P.W. Zebitz, 1998. Physical and chemical plant characters inhibiting the searching behaviour of *Trichogramma chilonis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87 : 275-284.
- Rossi M.M., 1993. *Etude bioécologique des parasitoïdes oophages Trichogramma cacoeciae Marchal et Trichogramma evanescens West. (Hym. : Trichogrammatidae) et du parasitoïde nymphal Dibrachys affinis Masi (Hym. : Pteromalidae) associés à Lobesia botrana Den. & Schiff. (Lep. : Tortricidae)*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, Rennes, France. 119pp.
- Russo J. & J. Voegelé, 1982. Influence de la température sur quatre espèces de trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae) parasites de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* Hubn. (Lep. Pyralidae). II. – Reproduction et survie. *Agronomie*, 2 : 517-524.
- Scherrer B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin éd., Quebec. 850pp.
- Sengel R., 1997. L'élevage réunionnais. *Panorama agricole et sucrier de la Réunion 1988-1997*. ARTAS. pp211-205.
- Silvy C., 1999. Quantifications... le phytosanitaire III. *Les Dossiers de l'Environnement*, 19 : 201-212.
- Sithanathan S., A.R. Solayappan & T. Sankaran, 1982. The rôle of trichogrammatids in biological control of sugarcane borers in India. *Les colloques de l'INRA*, 9 : 239-249.
- Smits P.H., 1982. The influence of kairomones of *Mamestra brassicae* L. on the searching behaviour of *Trichogramma evanescens* Westwood. *Les Colloques de l'INRA*, 9 : 139-150.
- Soler O., 1997. *Atlas climatique de la Réunion*. Météo-France. 79pp.
- Soopramanien G.C., 2000. Sugarcane morphology, anatomy and physiology. Rott P., R.A.Bailey, J.C.Comstock, B.J. Croft & A.S. Saumtally (Eds) *A guide to sugarcane diseases*. CIRAD & I.S.S.C.T., Montpellier, France. pp13-20.
- Strand M.R. & S.B. Vinson, 1985. *In vitro* culture of *Trichogramma pretiosum* on an artificial medium. *Entomologia experimentalis et applicata*, 39 : 203-209.
- Tabone E., B. Pintureau, J. Pizzol, F. Michel & O. Barnay, 1999. Aptitude de 17 souches de trichogrammes à parasiter la teigne des crucifères *Plutella xylostella* L. en laboratoire (Lep.: Yponomeutidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 35 : 427-433.
- Tseng Hay-tay, 1975. Liberation of *Trichogramma australicum* for the control of sugarcane borers. *Taiwan Sugar*, 22 : 133-134.
- Vanlerberghe-Masutti F., 1994. Molecular identification and phylogeny of parasitic wasp Species (Hymenoptera : Trichogrammatidae) by mitochondrial DNA RFLP and RAPD markers. *Insect Molecular Biology*, 3 : 229-237.

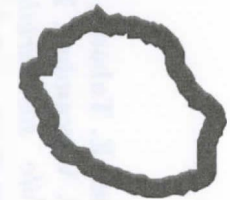
- Vercambre B., 1979. Observations réalisées en plein champ sur les noctuelles défoliatrices de la canne. *Rapport annuel IRAT Réunion 1979*. pp25-28.
- Vercambre B., 1983. Borer de la canne à sucre. *Rapport Annuel IRAT Réunion 1983*, pp21-33.
- Vercambre B., 1993. Equilibre actuel entre la canne à sucre et ses ravageurs à l'île de la Réunion (1979-1993). *Atelier d'entomologie appliquée : lutte contre les ravageurs des Cultures*. pp49-58.
- Vercambre B., R. Goebel, J. Guyot, J.Y. Ramin & C. Alauzet, 1997. Méthodologies applicables à la recherche de la résistance variétale de la canne à sucre aux chenilles mineuses des tiges. Cas de la relation entre la R570 et *Chilo sacchariphagus* (Lep : pyralidae) à la Réunion. *Panorama agricole et sucrier de La Réunion 1988-1997*. ARTAS. pp282-292.
- Vercambre B., O. Goebel, G. Riba, G. Morel, P. Robert & M. Guillon, 1991. Programme de lutte biologique contre *Hoplochelus marginalis* (Coleoptera : Melolonthinae), nouveau ravageur des cultures à l'île de la Réunion. *Les colloques de l'INRA*, 58 : 371-378.
- Vercambre B., D. Cao Anh, R. Goebel, J. Rochat J. & G. Gisors, 2001. Available methods to assess the varietal resistance to sugarcane stalkborers. *Proceedings of the 75th SASTA Congress, July 31 – Aug. 3, 2001, Durban, South Africa*. In press.
- Vinson J., 1941. Rectification d'une erreur courante relative à l'espèce de *Diatraea* (boreur ponctué) s'attaquant à la canne à sucre à Maurice. *Revue Agricole de l'île Maurice*, 20 : 148-153.
- Vinson J., 1949. Note sur le boreur ponctué, *Proceras sacchariphagus* Bojer (Lep. Pyralidae). *Revue Agricole de l'île Maurice*, 28 : 172-175.
- Vinson S.B., 1976. Host selection by insects parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21 : 109-133.
- Voegelé J. & B. Pintureau, 1982. Caractérisation morphologique des groupes et espèces du genre *Trichogramma* Westwood. *Les colloques de l'INRA*, 9 : 45-75.
- Voegelé J., Daumal J., Ph. Brun & J. Onillon, 1974. Action du traitement au froid et aux ultraviolets de l'œuf d'*Ephestia kuehniella* (Pyralidae) sur le taux de multiplication de *Trichogramma evanescens* et *T. brassicae* (Hymenoptera : trichogrammatidae). *Entomophaga*, 19 : 341-348.
- Volkoff A.N. & J. Daumal, 1994. Ovarian cycle in immature and adult stages of *Trichogramma cacoeciae* and *T. brassicae* (Hym. : Trichogrammatidae). *Entomophaga*, 39 : 303-312.
- Volkoff A.-N., J. Daumal, P. Barry, M.-C. François, N. Hawlitzky & M.M. Rossi, 1995. Development of *Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hymenoptera : Trichogrammatidae) : Time table and evidence for a single larval instar. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 24 : 459-466.
- Waage J.K. & D.J. Greathead, 1986. *Insect parasitoids*. Academic Press, London, United Kingdom.
- Wang Jinju & Liangbing Zong, 1991. A study on host-seeking kairomone for *Trichogramma confusum* Viggiani. *Les colloques de l'INRA*, 56 : 93-97.
- Wajnberg E., 1993. Genetic variation in sex allocation in a parasitic wasp : Variation in sex pattern within the sequences of oviposition. *Entomologia experimentalis et applicata*, 69 : 221-229.
- Wajnberg E., 1994. Intra-population Genetic Variation in *Trichogramma*. Hassan S.A. & E. Wajnberg (Eds) *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. pp245-271.
- Williams J.R., 1983. The sugar cane stem borer (*Chilo sacchariphagus*) in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice*, 62 : 5-23.
- Zaslavskiy V.A. & May Phu Quy, 1982. A experimental study of some factors affecting fecundity in *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomology Review*, 4 : 10-24.
- Zaslavskiy V.A. & T.Y.A. Umarova, 1982. Photoperiodic and temperature control of diapause in *trichogramma evanescens* Wesw. (Hymenoptera, trichogrammatidae). *Entomology Review*, : 1-12.

Annexe 1 – Poster du 75^e Congrès SASTA : Rochat J., R. Goebel, E. Tabone, J.M. Bègue, E. Fernandez, R. Tibère, J.C. Gauvin & B. Vercambre, 2001.
Integrated control of the spotted stalk borer *Chilo sacchariphagus* (Lepidoptera, Pyralidae) in Reunion Island. *Proceedings of the 75th SASTA Congress, July 31 – Aug. 3, 2001, Durban, South Africa. In press.*



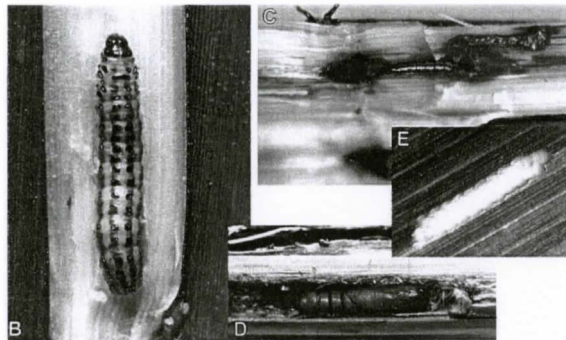
INTEGRATED CONTROL OF THE SPOTTED STALK BORER *CHILO SACCHARIPHAGUS* (LEP., PYRALIDAE) IN REUNION ISLAND

Jacques ROCHAT (1), Régis GOEBEL (1,2), Elisabeth TABONE (3), Jean-Marie BEGUE (1), Emmanuel FERNANDEZ (1), Richard TIBERE (1), Jean-Claude GAUVIN (1) and Bernard VERCAMBRE (4)

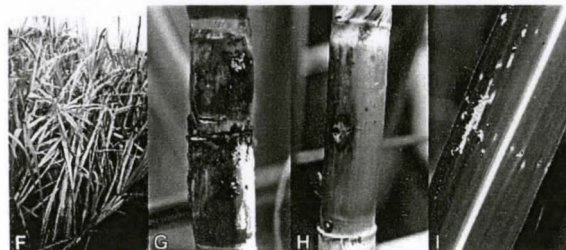


The Spotted Stalk Borer

The spotted stalk borer, *Chilo sacchariphagus* Bojer, is a major pest of sugarcane in Southern Asia and on islands of the south-west of the Indian Ocean. In Reunion, Mauritius and Madagascar, the borer has been a serious pest since it was introduced with sugar cane during the 19th century.



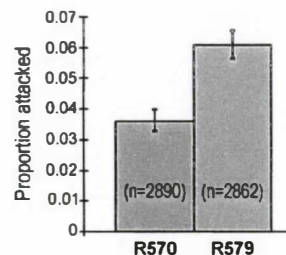
The spotted stalk borer, *Chilo sacchariphagus* - (above) A: adult female, B: fully grown larva, C: young larva in the stem, D: pupa, and E: egg mass; (below) F: damage in a highly infested field, G, H: bored canes (G: var. R579, H: var. R570), I: typical dotted lined damage on a leaf.



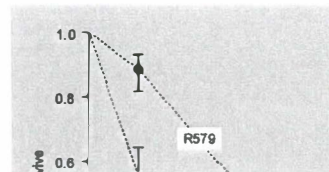
The varietal resistance

Crop loss studies showed that only the variety R579 was affected in terms of cane yield, expressing a reduction in growth rate, height and diameter of the stalks at harvest. In heavy infestations, yield loss can reach 30 percent of the mass of commercial cane, compared with losses in the resistant variety R570.

Repeated studies over several crop cycles and field trials also confirmed that the variety R579 was more susceptible to *C. sacchariphagus* than the more common variety R570. The latter is resistant to the borer and various aspects of this resistance (antibiosis, antixenosis, penetrometry of stalks) have been investigated (see for example Vercambre *et al.*, 1997; Morin, 2000). Resistance appears to be due, at least in part, to the mechanical characteristics of cane stalks arising from the structure of plant tissues and components of cell walls (tannin, lignin or silicate). This is being studied using artificial diets with sugarcane powder to rear *C. sacchariphagus* larvae.

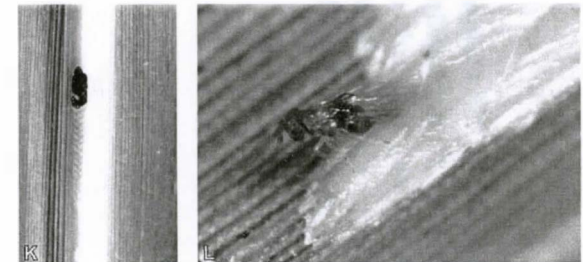


The variety R570 clearly appears to be resistant to the spotted borer. The proportion of attacked internodes per stalk of the variety R570 is half of that of the variety R579.



Months	SAINTE-MARIE			SAVANNA		
	No. egg-masses	No. eggs	Parasitism rate	No. egg-masses	No. eggs	Parasitism rate
Sept-96	-	-	-	2	44	13%
Oct-96	15	371	36%	7	198	16%
Nov-96	15	372	49%	13	309	38%
Dec-96	17	380	38%	17	384	41%
Jan-97	24	548	40%	8	198	24%
Feb-97	7	163	30%	3	80	33%
Mar-97	4	92	32%	4	105	20%
Apr-97	3	72	0%	1	29	0%
Total	85	2008	38.2	56	1326	32.4

Parasitism level of *C. sacchariphagus* eggs by *Trichogramma* sp. during 1996-97 at Sainte-Marie and Savanna sites.



The egg parasitoid *Trichogramma chilonis* commonly attacks spotted stalk borer eggs (photo L above) in sugarcane fields. Parasitised eggs become black coloured when the development of parasitoid larvae, inside the host egg, is achieved (K).

Inundative releases of Trichogramma

Bionomics of the species and/or strains of *Trichogramma* collected in the fields are being examined in the laboratory to select appropriate strains for mass production and augmentative release programmes.

The functional response of *T. chilonis* to the density of



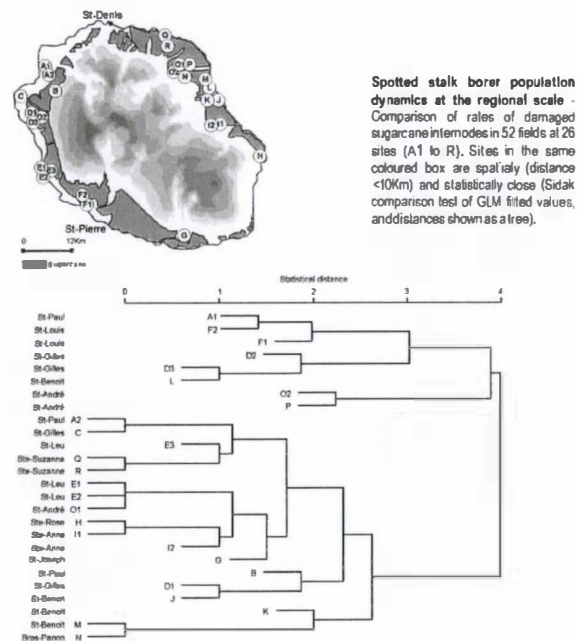
From the lab...

The Entomology Laboratory of CIRAD, which has been working for nearly 30 years on insect pests, including stem borers, has focused its research programme on the control of the spotted stalk borer since 1994. About 17 species of natural enemies of *C. sacchariphagus* were introduced into Reunion from various countries in the 1970s, but only one third of them established themselves and none have successfully controlled the populations of the borer. Therefore, the bio-ecology of the borer is being re-examined, from population dynamics in the field to laboratory studies, with biological control of the borer as the main goal.

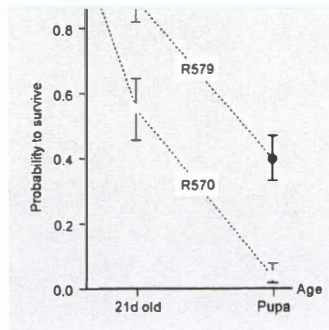
Life tables studies indicate that the borer is more likely to develop large populations in the lowlands of the island, where the temperature exceeds 20°C nearly all year round (optimum temperature for development of *C. sacchariphagus* is 26°C, like its host-plant sugarcane).

... to the field

The population dynamics of the borer were precisely determined, on the two main varieties of sugarcane (R570 and R579) grown in Reunion, at two sites on the island representing distinct climatic zones (Goebel, 1999). On a regional scale, the population dynamics of *C. sacchariphagus* have been studied in relation to damage caused to sugarcane. Such damage is expressed as the number of infested sugarcane internodes in sampled stalks (Goebel, 1999). The dynamics have been examined in relation to variety, cultural practices, and climate for four consecutive years at 50 sites distributed over the island. Similarities in infestation level observed between neighbouring sites were frequent, and revealed a regional pattern, probably related to the local climate.



The use of artificial diet containing powder of sugarcane showed that the survivorship of *C. sacchariphagus* larvae is significantly lower when reared with the variety R570 compared to the variety R579.

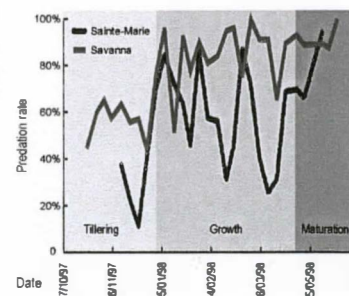


Natural enemies

The impact of predators, predominantly ants of the genus *Pheidole*, on borer egg masses was quantified: 80-90% of the eggs are eaten by predators (Goebel, 1999; Goebel et al., 1999, 2000). It is believed that the practice of burning the crop, before or after harvesting, has negative effects on natural enemies; moreover borer larvae and pupae, living inside the stalks, are less affected by the burning practice. Observations have shown that when burning was banned, natural enemy populations increased and damage due to borers was reduced (Goebel, 1999).

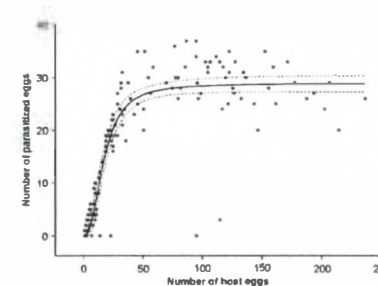


Predation by *Pheidole* ants (above) on egg masses is very important, except in young sugarcane fields.



The egg parasitoids

C. sacchariphagus and *Galleria mellonella* eggs are used to trap egg-parasitoids in the field in order to identify parasitoids and to examine their population dynamics. Natural parasitism of borer eggs is about 30-40% (Goebel, 1999), with maximum parasitism observed from November to February. To date, a single species, *Trichogramma chilonis* Ishii, has been recovered in sugarcane fields in Reunion.



The functional response of *T. chilonis* to the density of the factious host *G. mellonella* in the laboratory. Laboratory studies of the egg parasitoid, such as the measure of the functional response, and life table studies are useful to choose the appropriate parasitoid strain and to insure the efficiency of the biological control programme.

Field experiments with inundative releases of *Trichogramma* are planned to test for their efficiency. Predation of borer eggs by ants is lower during early growth stages of sugarcane (December - February) (Goebel, 1999), which corresponds to the highest attack rate of the borer on the plant. Hence, releases of *Trichogramma* should take place during this period of reduced vulnerability to predators.

References

- Goebel R. (1999) *Caractéristiques biotiques du foreur de la canne à sucre Chilo sacchariphagus* (Bojer, 1856) (Lepidoptera: Pyralidae) à l'île de la Réunion. Facteurs de régulation de ses populations et conséquences pour la lutte contre ce ravageur. PhD thesis, University of Toulouse, France.
- Goebel R., Fernandez E., Bègue J.M., Tibère R. & Alauzet C. (2000) Predation and varietal resistance as important components of integrated protection of sugarcane stem borer *Chilo sacchariphagus* (Bojer) (Lepidoptera: Pyralidae) in Reunion. Sugarcane Pest Management Strategies in the New Millennium, PG Allsopp and W Suassard (Eds), Proc. IV ISSCT Sugarcane Entomology Workshop, Khon Keen, Thailand, 7-10 February 2000. ISSCT, Brisbane, pp. 51-56.
- Goebel R., Fernandez E., Bègue J.M., & Alauzet C. (1999) Prédation par *Pheidole megalopha* (Fabricius) (Hym.: Formicidae) des œufs de *Chilo sacchariphagus* (Bojer) (Lep.: Pyralidae), foreur de la canne à l'île de la Réunion. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 35, 440-442.
- Morin B. (2000) *Nature de la résistance variétale de la canne à sucre au ravageur Chilo sacchariphagus* Bojer (Lepidoptera: Pyralidae). Etude de la résistance de la variété R570 par rapport à la variété R579, variétés cultivées à la Réunion. Ms. Thesis, ESAP & CIRAD, Toulouse, France.
- Vercambre, B., Goebel, R., Guyot, J., Ramin J.Y., & Alauzet, C. (1997) Méthodes applicables à la recherche de la résistance variétale de la canne à sucre à x chenilles mineuses des tiges cas de la relation entre la R570 et *Chilo sacchariphagus* (Lep.: Pyralidae) à la Réunion ARTAS, 4th International Congress. Pp282-292

Acknowledgements:

The authors wish to thank Marie-Charlyne GAUVIN and Abdoul RUTTEE (1) for technical help in lab and field, Nathalie LEZCANO (3) for *Trichogramma* cultures and insect preparations, Francis REAY-JONES (1) for technical help and English corrections, and Bernard PINTUREAU (INRA/INSA, Lyon, France) for identification of *Trichogramma* specimens.

Photos:

A-F: Régis GOEBEL (1,2); G-I, K: Jacques ROCHAT (1); J: Jaime LOPEZ (1); L: Antoine FRANCK (CIRAD-FLHOR, Réunion).

Authors' addresses



- (1) CIRAD, Entomology/sugarcane Laboratory, 97408 Saint-Denis Cedex 9, Réunion, France.
- (2) SASEX / CIRAD, Mount Edgecombe 4300, KwaZulu Natal, South Africa.
- (3) INRA, Entomologie et lutte biologique, 37 bd du Cap, 06806 Antibes Cedex, France.
- (4) CIRAD, Programme canne à sucre, TA 71/09, 34398 Montpellier Cedex 5, France.

Annexe 2 - La filière canne à sucre

Hérité d'une économie de plantation, l'agriculture est la principale activité productive de l'île. Les produits sont essentiellement destinés à l'exportation (sucre, plantes à parfum, vanille,...). Depuis quelques années, les productions agricoles se diversifient grâce aux cultures maraîchères et fruitières et à l'élevage, sous l'impulsion des collectivités locales et grâce à une demande croissante en "produits pays" (Beaudemoulin, 1997 ; Sengel, 1997). Cette tendance concernant surtout les Hauts de l'île, les zones de basse altitude restent essentiellement occupées par la canne à sucre, qui occupe plus de 50% de la Surface Agricole Utile (S.A.U.), c'est-à-dire près de 27 000 hectares.

1. Contexte mondial et production réunionnaise :

En un siècle, la production sucrière (saccharose) mondiale est passée de 9,6 millions de tonnes à plus de 127 millions aujourd'hui (Source F.A.O., 2000). Depuis 50 ans, la répartition entre la canne à sucre et la betterave reste stable (80% / 20%). En 2000, la canne à sucre occupait environ 19 millions d'hectares dans 82 pays et la betterave 6 millions dans 48 pays (Source F.A.O., 2000). La consommation mondiale a augmenté de près de 40% au cours des vingt dernières années, surtout dans les pays en voie de développement et à forte croissance démographique. Aux Etats-Unis, la consommation diminue, car elle est concurrencée par les édulcorants et d'autres composés sucrés (sirop de glucose...). Les six premiers producteurs de sucre (CEE, Brésil, Chine, Etats-Unis, et Communauté des états indépendants) assurent 45 % de la production mondiale (Chastel, 1994).

Les Départements d'Outre Mer français participent à la production sucrière de la CEE. Des quotas sont fixés, avec un prix du sucre garanti. La Réunion bénéficie d'un quota de 300000 tonnes de sucre, mais ce chiffre est loin d'être atteint. En 2000, la production de canne a été de 1,82 millions de tonnes, pour une production de sucre de 204 000 tonnes environ (Anonyme, 2000).

2. Technologie et produits dérivés de la canne à sucre :

La canne à sucre permet la fabrication de nombreux produits et sous-produits, grâce à une succession d'étapes (Fauconnier & Bassereau, 1970; Chastel, 1994).

- Les cannes sont d'abord pressées afin de séparer le jus de la bagasse (fibres).
- La bagasse est brûlée dans une centrale mixte bagasse/bagasse-charbon. Cela fournit une partie de l'énergie électrique à la Réunion et de la vapeur aux sucreries.
- Le jus de canne subit une décantation. Les écumes (ou tourteau de sucrerie) sont des résidus de l'opération d'épuration du jus après traitement à la chaux. Riches en calcium, elles sont distribuées gratuitement aux agriculteurs qui les utilisent comme amendement. Le jus de canne est alors concentré par évaporation de l'eau et s'appelle la masse cuite. Après qu'elle ait été turbinée et malaxée, la cristallisation permet l'obtention de sucre brut. C'est le principal sucre produit localement. A la Réunion, c'est en général le sucre roux en poudre (sucre brut de meilleure qualité) qui est consommé. Le sucre blanc est utilisé en quantité plus faible.
- La mélasse est le résidu après trois séries d'extraction des sucres cristallisés de la masse cuite. Elle sert à la fabrication du rhum industriel après fermentation et distillation, des aliments pour le bétail, et de l'alcool (de laboratoire, à brûler,...). Ce rhum peut être consommé en tant que tel ou constitué la matière première des punches locaux.
- La fermentation de la mélasse donne du vin (ou moût) et les crèmes de levure. La distillation du vin donne les vinasses (résidus). Les crèmes de levure et les vinasses sont

étudiés en ce moment afin de les utiliser comme amendements après neutralisation et enrichissement avec de l'urée.

- Le rhum agricole est produit directement à partir du jus de canne. Mais cela correspond à une autre filière technologique que celle du rhum industriel. Il n'est plus produit par les industries sucrières de la Réunion.

Les produits issus de la canne à sucre n'ont que trois destinations : la consommation sur place (sucre et rhum industriel), la transformation en produits agro-alimentaires et l'exportation.

3. Les institutions contemporaines à la Réunion :

La thèse de Chastel (1994) étudie les institutions de la filière canne à sucre à la Réunion.

3.1. Les planteurs :

En 1994, on dénombrait 6100 planteurs de canne pour une production de 1,9 millions de tonnes (Livre Vert, 1996). Ils sont représentés par une multitude de groupement divers, dont les trois syndicats dans les instances interprofessionnelles telles que la Chambre d'Agriculture ou la commission paritaire de la canne à sucre :

La Confédération Générale des Planteurs et Eleveurs de la Réunion (CGPER), à forte implantation en zone de culture de la canne à sucre (petit planteurs) dispose de 70% des voix. La Fédération Départementale des Syndicats d'Exploitants Agricoles (FDSEA) et le Centre Départemental des Jeunes Agriculteurs (CDJA) sont les deux autres syndicats. La FDSEA est présidée par des agriculteurs responsables d'exploitation de grande taille.

3.2. Les industries sucrières :

Il existe deux grands groupes industriels à la Réunion, celui des Sucreries de Bourbon et celui du Quartier Français, chacun ayant une ou deux sucreries, une distillerie, une ou deux centrales thermiques, une raffinerie et des entreprises de conditionnement pour le marché.

Elles sont représentées par le Syndicat des Fabricants de Sucre (SFS) et le Syndicat des Fabricants de Rhum (SFR).

Outre la canne à sucre, ces groupes se diversifient dans les domaines de l'agro-alimentaire, l'immobilier ou la grande distribution.

3.3. Structures de coordination de l'interprofession :

L'instance principale est la Commission Paritaire de la Canne et du Sucre (CPSC) qui arrête le prix industriel de la canne à sucre et les modalités de paiement.

L'Association Réunionnaise pour la Modernisation de l'Economie Sucrière (ARMES), présidée par le Préfet, est une association de type "loi 1901". Elle a été mise en place par les pouvoirs publics en 1974 pour gérer le Plan de Modernisation de l'Economie Sucrière (PCES). C'est une instance consultative pour l'attribution des crédits pour le développement de la filière.

Le Centre Technique Interprofessionnel de la Canne et du Sucre (CTICS) créé en 1952, a été chargé d'évaluer la richesse des cannes livrées par les planteurs à l'usine et a également des activités de développement et d'expérimentations (pépinières de variétés).

La Chambre d'Agriculture intervient pour définir en concertation avec les pouvoirs publics les mesures concernant le secteur agricole dans un cadre européen (exonération des

charges sociales des agriculteurs, certaines dérogations aux règlements agricoles européens...).

Les pouvoirs publics jouent un rôle de plus en plus importants dans la gestion de la filière canne à sucre. La Direction de l'Agriculture et de la Forêt (DAF) assure le secrétariat de la CPCS et négocie le montant accordée par le Ministère de l'Agriculture aux planteurs, au titre de complément de prix de la canne. Le Conseil Général cofinance avec l'Union Européenne le Plan de Consolidation de l'Economie Sucrière. Il s'agit de dispenser des aides à la productivité (amélioration foncière, chantiers de récolte, protection phytosanitaire, irrigation...).

3.4. Les organismes d'aménagement et de travaux :

La Société d'Aménagement Foncier et d'Etablissement Rural (SAFER) est spécialisée dans les questions foncières, en particulier la rétrocession des terres agricoles situées sur des grands domaines à de nouveaux attributaires.

La Société d'Aménagement des Périmètres Hydro-agricoles de l'île de la Réunion (SAPHIR) gère les deux principaux périmètres irrigués de l'île (captage et distribution de l'eau agricole) et une partie de l'eau potable.

Les Sociétés d'Intérêt Collectif Agricole, la Coopérative d'Utilisation de Matériel Agricole en commun (CUMA) et la Régie Départementale des Travaux Agricoles et Ruraux (REDETAR) assurent le prestation de services pour le compte des planteurs (voirie, épierrage, replantations, récolte...).

3.5. Les organismes de développement et de formation :

Le Service d'Utilité Agricole et de Développement (SUAD) de la Chambre d'Agriculture assure le suivi technique, la formation et le conseil des exploitants. Il est donc un interlocuteur important pour le CIRAD.

La Fédération Départementale des Groupements de Défense contre les ennemis des Cultures (FDGDEC) et le Service de Protection des Végétaux (SPV) de la DAF œuvrent spécifiquement dans le domaine de la protection des cultures. Ils permettent au CIRAD de valoriser les résultats de sa recherche (transfert de technologie en matière de lutte intégrée). Dans le programme de lutte contre le foreur ponctue, c'est la FDGDEC qui produira les trichogrammes afin d'effectuer des lâchers au champ.

3.6. Organismes de recherche :

Le Centre d'Essais de Recherche et de Formation (CERF) a été initié par le Syndicat des producteurs de canne en 1929. Il est financé par l'industrie sucrière depuis cette date et depuis quelques années par les collectivités locales. Son domaine est la sélection variétale et aussi des suivis de la qualité des sucres.

Le CIRAD s'est particulièrement investi dans la filière canne à sucre, en travaillant dans des domaines tels que l'agronomie, la génétique, la protection des cultures (CIRAD-CA), ou encore l'économie des exploitations (CIRAD-TERA).

Bibliographie :

Anonyme, 2001. Lettre des Industriels du Sucre de la Réunion, 10 : 3.

Beaudemoulin P., 1997. L'horticulture réunionnaise. Panorama agricole et sucrier La Réunion 1988-1997. ARTAS. pp198-200.

Chastel J.-M., 1994. *Le rôle des institutions dans l'évolution de la filière canne à sucre à la Réunion.* Thèse Doct., Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier. pp345.

DAF, 1996. *Département de la Réunion, Conseil Général.* pp162.

Fauconnier R. & D. Bassereau, 1970. *La canne à sucre.* G.-P. Maissonneuve & Larose, Paris – France. pp468.

Sengel R., 1997. L'élevage réunionnais. *Panorama agricole et sucrier La Réunion 1988-1997.* ARTAS. pp211-205.

Annexe 3 – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* en fonction de leur âge.



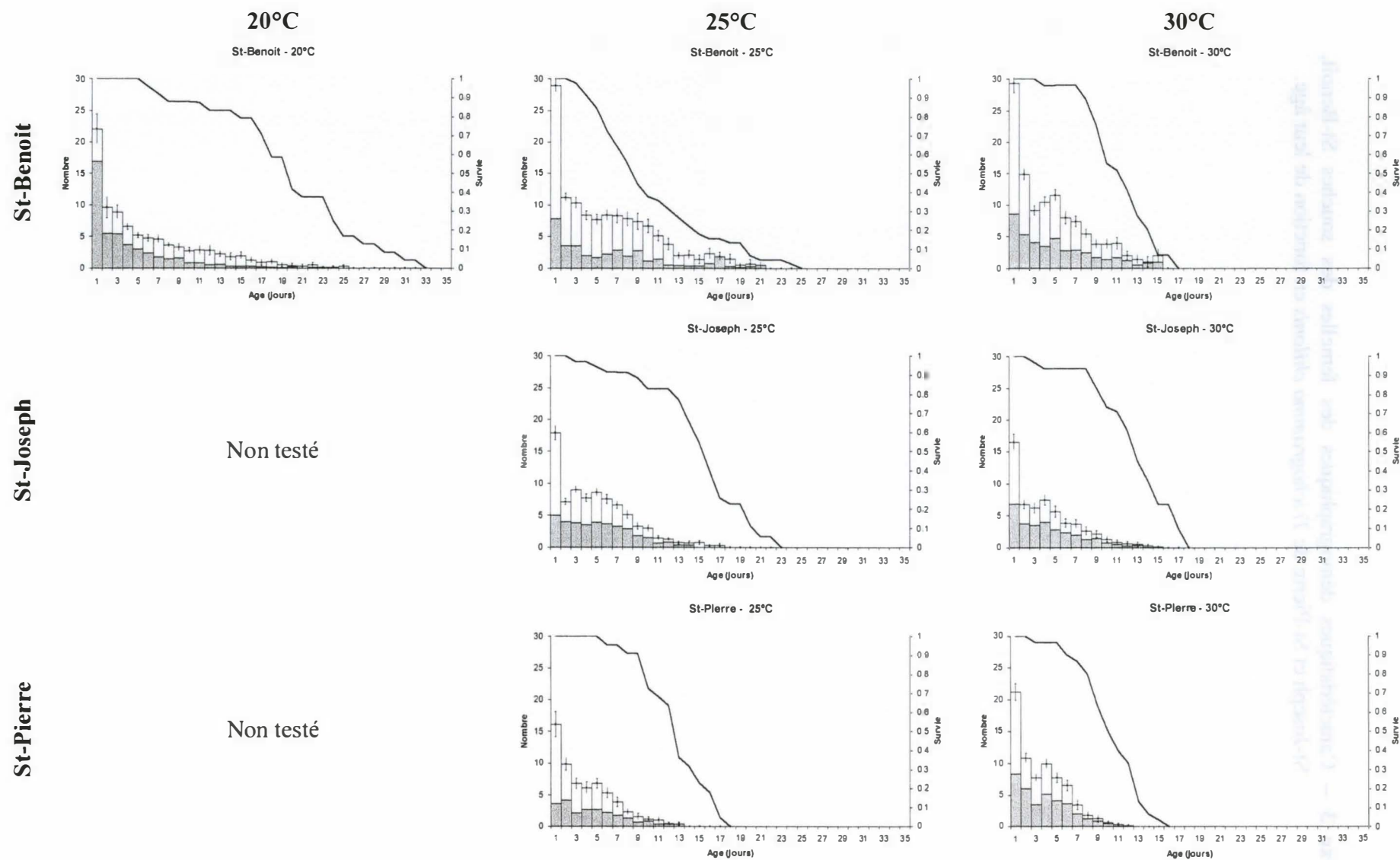


Figure 1 (a) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : probabilité de survie (courbe), nombre (\pm e.s.) d'œufs de *G. mellonella* parasités ayant atteint le stade œuf noir (barres blanches), et nombre d'œufs noirs dont aucun adulte de trichogramme n'a émergé (barres grises).

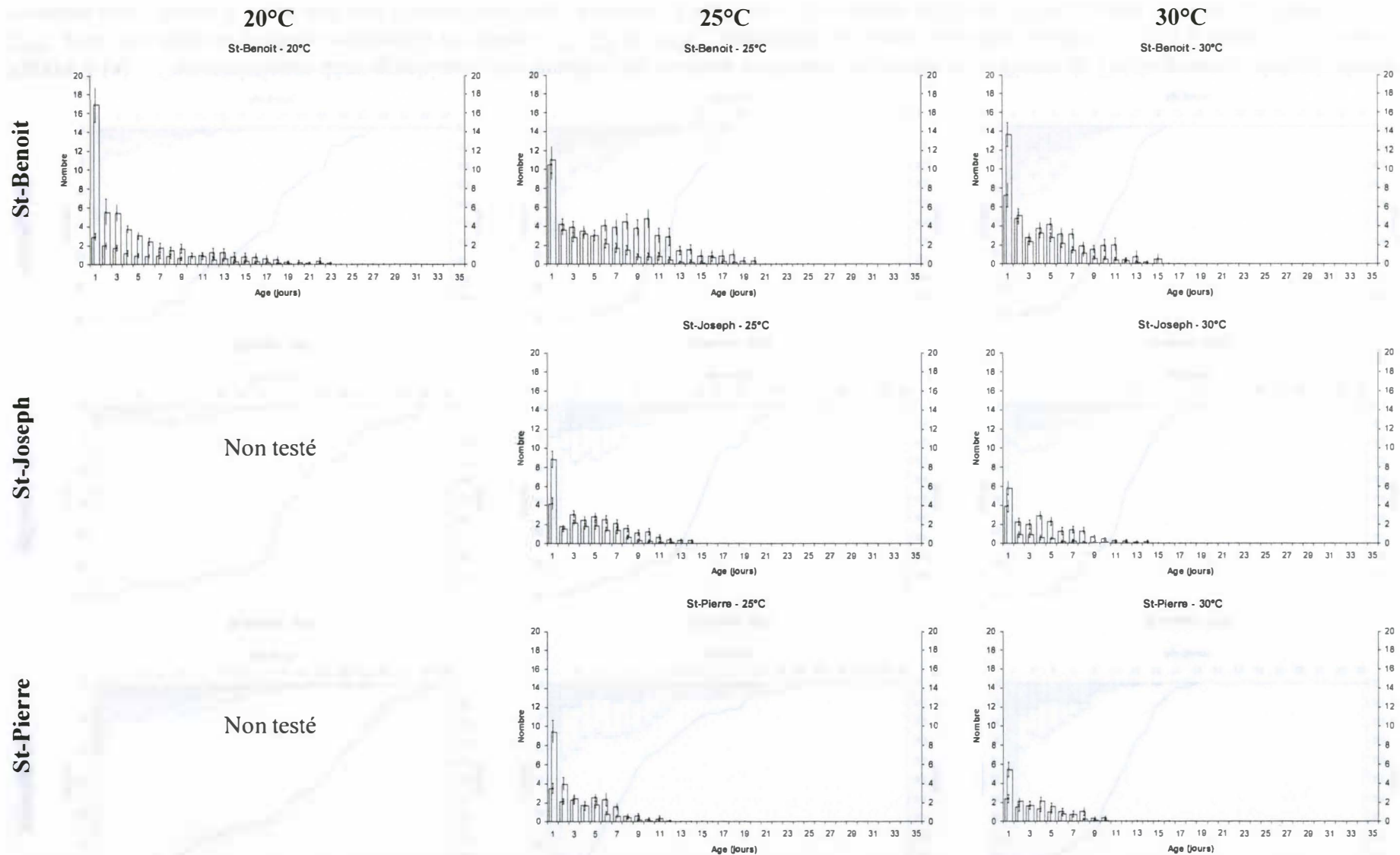


Figure 1 (b) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : nombre (\pm e.s.) de mâles (barres grises) et de femelles (barres blanches) émergés des œufs noirs.

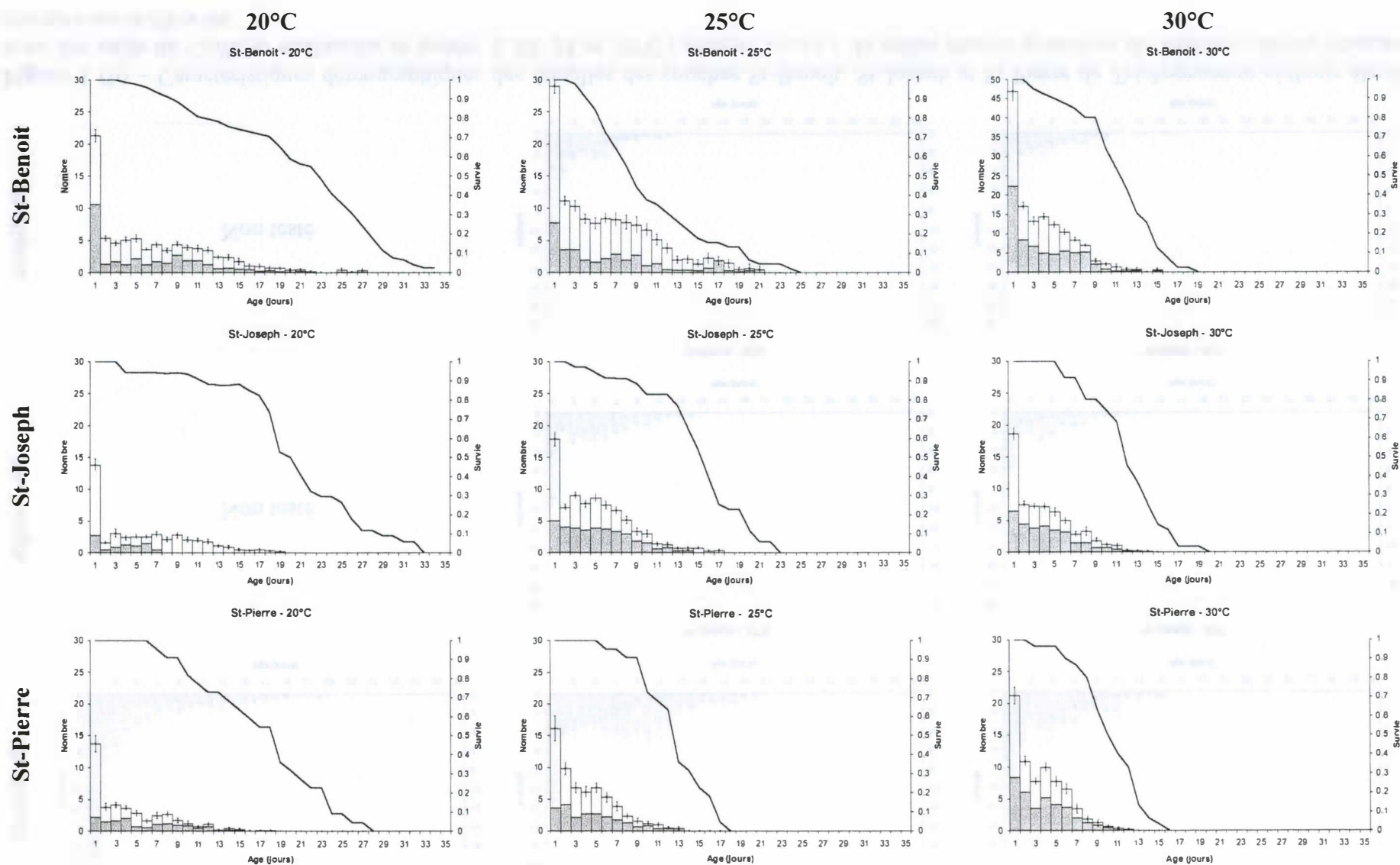


Figure 2 (a) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées à 25°C avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : probabilité de survie (courbe), nombre (\pm e.s.) d'œufs de *G. mellonella* parasités ayant atteint le stade œuf noir (barres blanches), et nombre d'œufs noirs dont aucun adulte de trichogramme n'a émergé (barres grises).

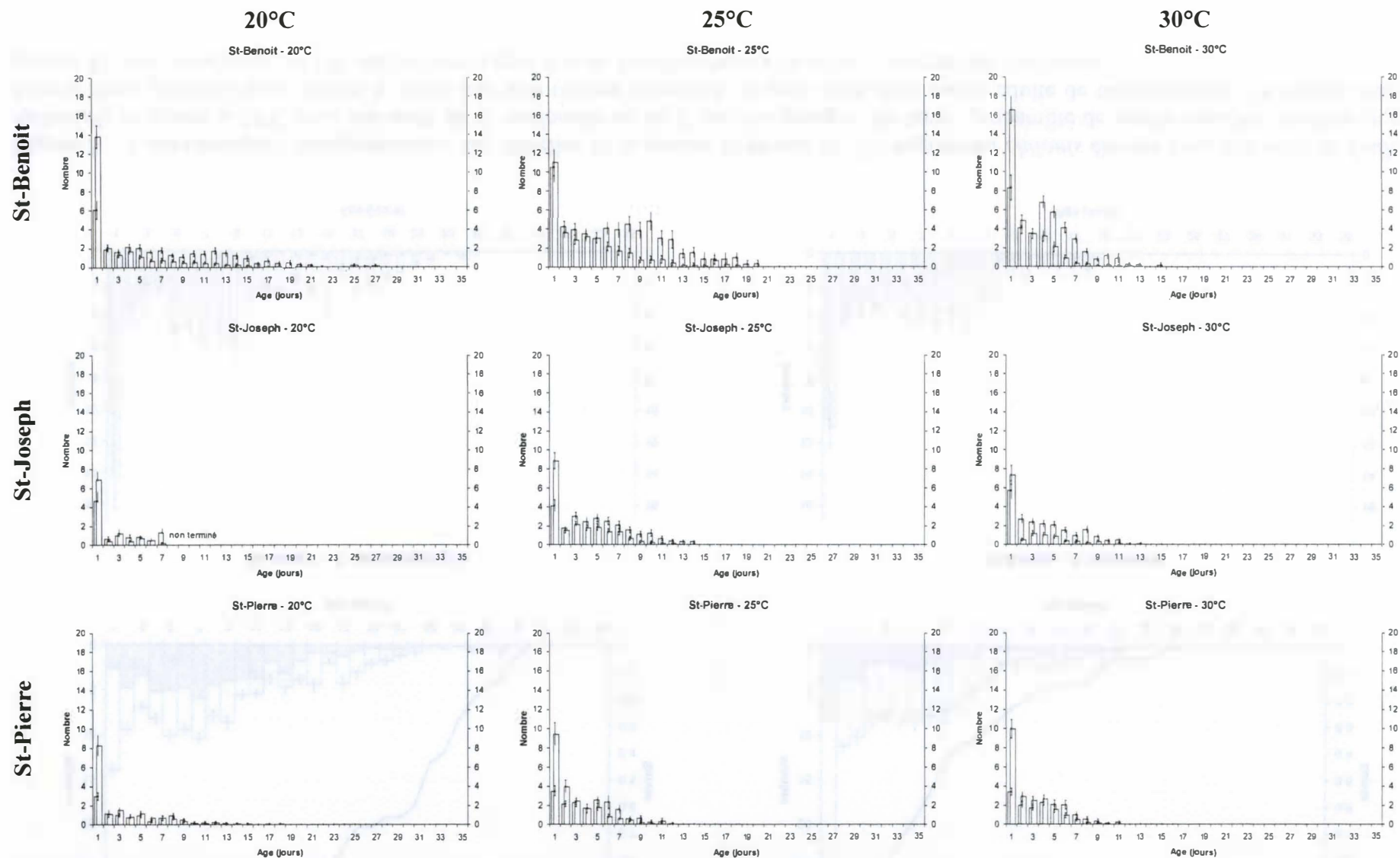


Figure 2 (b) – Caractéristiques démographiques des femelles des souches St-Benoît, St-Joseph et St-Pierre de *Trichogramma chilonis* élevées à 25°C avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 20, 25 et 30°C : nombre (\pm e.s.) de mâles (barres grises) et de femelles (barres blanches) émergés des œufs noirs.

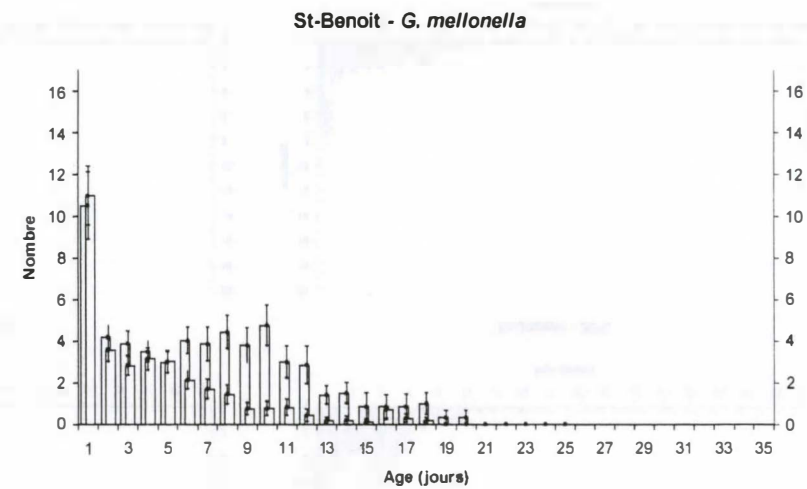
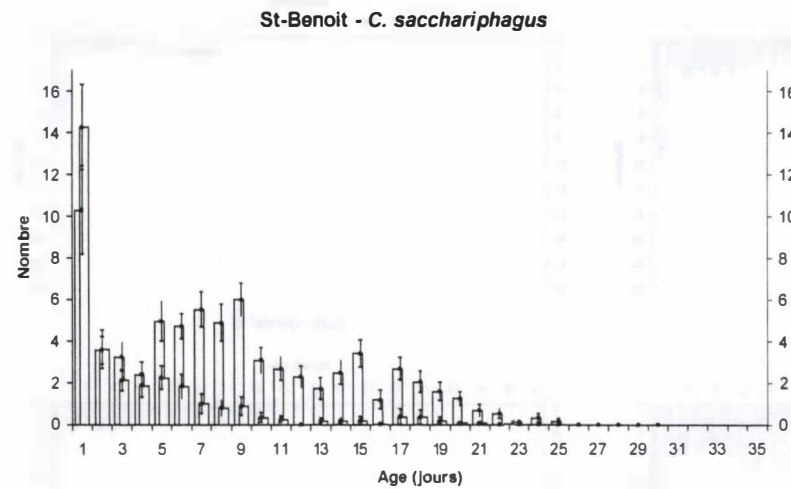
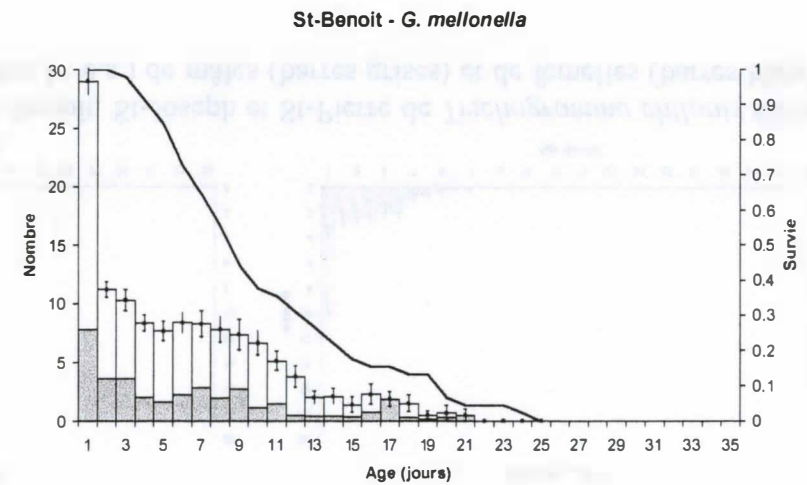
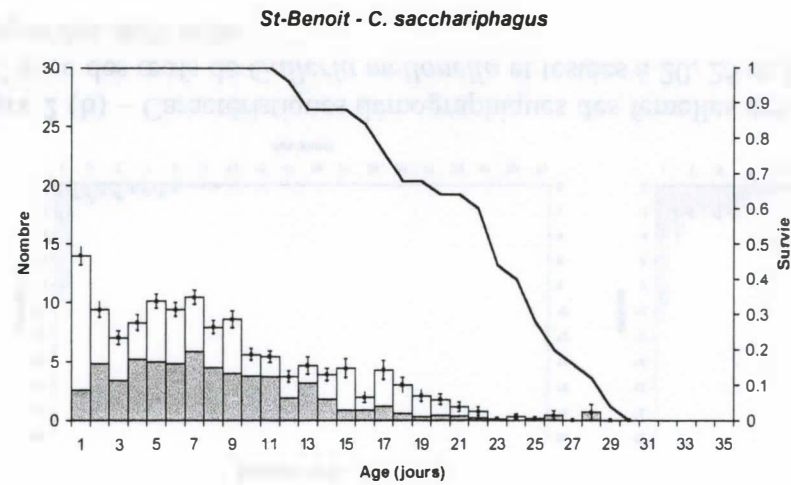


Figure 3 – Caractéristiques démographiques des femelles de la souche St-Benoît de *Trichogramma chilonis* élevées avec des œufs de *Galleria mellonella* et testées à 25°C avec des œufs de *G. mellonella* ou de *C. sacchariphagus*. En haut : probabilité de survie (courbe), nombre (\pm e.s.) d'œufs hôtes parasités ayant atteint le stade œuf noir (barres blanches), et œufs noirs dont aucun adulte de trichogramme n'a émergé (barres grises). En bas : nombre (\pm e.s.) de mâles (barres grises) et de femelles (barres blanches) émergés des œufs noirs.